

Untersuchungen über den photoelektrischen Effekt bei Pelargonium zonale (L.) Aiton

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Basel

von

Rudolf Anton Christ

aus Basel

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

auf Antrag der Herren Professoren

Dr. M. Geiger-Huber

Dr. O. Schüepp

Basel, den 7. Dezember 1954

Prof. Dr. E. Baldinger

Dekan

Separatabdruck aus « *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* »
1955, Band 65

(Als Sonderdruck ausgegeben am 5. April 1955)

**Untersuchungen über den photoelektrischen
Effekt bei Pelargonium zonale (L.) Aiton**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Basel

von

Rudolf Anton Christ

aus Basel



Untersuchungen über den photoelektrischen Effekt bei *Pelargonium zonale* (L.) Aiton

Von Rudolf Anton Christ

(Aus der Botanischen Anstalt der Universität Basel)

Eingegangen am 19. Januar 1955

	Inhalt	Seite
Einleitung		501
Methodisches		503
1. Meßinstrument		503
2. Elektroden		506
3. Versuchspflanze		508
4. Licht		508
5. Versuchsanordnung im ganzen		509
Experimentelle Ergebnisse		510
1. Reaktion auf plötzliche Belichtung		510
a) Ruhepotential		510
b) Normaler Spannungsverlauf bei plötzlicher Belichtung		511
c) Einfluß verschiedener Lichtintensitäten		512
d) Kontrollversuche an toten Blättern sowie an anorganischen Modellen		515
2. Lokalisierung des photoelektrischen Effektes		516
a) Einfluß der Elektrodenabgriffstellen		516
b) Einfluß der Größe der belichteten Blattfläche		517
3. Zeitliche Beeinflussung des photoelektrischen Effektes		520
a) Einfluß der Belichtungsdauer		520
b) Abhängigkeit von der Dauer der Dunkelpausen		522
c) Tagesgang		524
d) Versuche mit kontinuierlicher Steigerung der Lichtintensität		527
4. Einflüsse äußerer Faktoren		529
a) Luftfeuchtigkeit		529
b) Temperatur		529
c) Einfluß des CO ₂ -Gehaltes der Außenluft		530
Diskussion		532
Zusammenfassung der Ergebnisse		536
Zitierte Literatur		539

Einleitung

So verbreitet und gut ausgebaut elektrophysiologische Untersuchungen im Tierreiche sind, so vereinzelt und wenig einheitlich sind Messungen elektrischer Art im Pflanzenreiche vorgenommen worden. Dies hat zum Teil seinen Grund darin, daß bei Pflanzen die raschen und deutlichen Reizerscheinungen, wie sie bei Tieren auftreten, selten sind, und weiter wohl darin, daß durch das Fehlen von eigenen Nervenbahnen zur

elektrischen Reizleitung bei Pflanzen andere Verhältnisse hinsichtlich elektrischer Leitfähigkeit vorliegen. Diese erfordern eine andersartige Meßmethodik.

Jedoch können nicht nur Reizerscheinungen elektrisch verfolgt werden, vielmehr sind alle Vorgänge, die irgendwie mit Transport und Reaktionen von elektrisch geladenen Teilchen (Ionen) verbunden sind, von mehr oder weniger großen elektrischen Spannungsänderungen begleitet. Aus diesem Grunde versprechen Messungen elektrischer Art, wenn sie mit genügend empfindlichen Methoden durchgeführt werden, ein Erfassen von Stoffwechselvorgängen von ganz anderen Gesichtspunkten her, als es biochemische Untersuchungen erlauben. Dadurch können unsere zum Teil noch recht bescheidenen Kenntnisse vieler Lebenserscheinungen erweitert werden.

Schon Ende des letzten Jahrhunderts haben deshalb H a a k e (1892) und K l e i n (1898) elektrische Messungen an Pflanzen ausgeführt und haben manche Beobachtungen qualitativer Art über elektrische Potentialverteilungen an Pflanzen veröffentlicht.

Da nun in dieser Arbeit ausschließlich von Potentialänderungen, die verbunden mit Lichtreiz auftreten, gesprochen wird, sei lediglich über die diesbezügliche Literatur einiges gesagt.

An sehr verschiedenen Organismen und unter recht verschiedenen Gesichtspunkten ist das Auftreten elektrischer Spannungen auf Lichtreiz hin untersucht worden. Es würde jedoch zu weit führen, wollte man im einzelnen alle Resultate hier wiedergeben. So will ich die Arbeiten hier nur erwähnen und allein auf die dieser Arbeit am nächsten stehenden Untersuchungen an Blättern höherer Pflanzen näher eintreten.

An Chloroplastensuspensionen sind von S p i k e s et al. (1950) und von G i l m o u r et al. (1953) Redoxpotentiale gemessen worden. Obwohl nicht mehr in der lebendigen Zelle, zeigen derart suspendierte Chloroplasten noch deutliche elektrische Reaktionen auf Belichtung hin.

Verschiedene Forscher haben an einzelligen Meeresalgen Untersuchungen vorgenommen, so B l i n k s (1939) an *Halicystis* und M a r s h (1940) an *Valonia*. Beide erhalten auf Licht hin deutliche elektrische Spannungsänderungen, jedoch von unregelmäßiger Größe. Gezeigt werden Abhängigkeiten von der Lichtintensität, vom pH und vom CO₂-Gehalt des Außenmediums.

An *Chara* hat B r o w n (1938) Zusammenhänge zwischen Licht und elektrischen Potentialen erforscht.

C l a r k (1935), S c h r a n k (1946) und B a c k u s et al. (1952) maßen elektrische Spannungen an *Avena*-Koleoptilen. Es zeigte sich, daß bei seitlicher Beleuchtung die elektrische Reaktion auf Belichtung hin sehr viel rascher erfolgt als die Wachstumsreaktion. Ein Zusammenhang wird vermutet.

Die Abhängigkeit elektrischer Potentiale von der Elektrodenansatzstelle an etiolierten Epicotylen von *Vicia Faba* hat T a u c (1950) gemessen. Je nach der Entfernung der Elektrode von der Epicotylen spitze erhält er auf Belichtung hin andere Reaktionskurven.

Ebenfalls den Einfluß verschiedener Elektrodenabgriffstellen auf die photoelektrische Reaktion maß G l a s s (1933) an einzelnen Blättern von *Elodea*.

Umfassende Messungen an Blättern höherer Pflanzen haben aber vor allem A. D. W a l l e r (1900) und sein Sohn J. C. W a l l e r (1925 und 1929) veröffentlicht. Schon A. D. W a l l e r (1900) weist auf die großen inneren Widerstände an pflanzlichen Geweben hin und mißt Werte von 0,5—1 Megaohm an *Iris*-Blättern; Widerstände von der gleichen Größenordnung, wie ich sie an *Pelargonium* messen konnte. Gezeigt wird ferner, daß keine elektrischen Potentialänderungen registriert werden können, wenn das einfallende Licht durch Chlorophyll gefiltert worden ist. Ebenfalls keine Reaktion ist festzustellen, wenn die Elektroden an weißen, chlorophyllfreien Stellen von panaschierten Blättern angelegt werden. Die resultierenden Kurven an grünen Blättern nach plötzlicher Belichtung verlaufen gleichartig wie die in der folgenden Arbeit gezeigten. Eine Abhängigkeit vom CO₂-Gehalt der Luft konnte auch festgestellt werden. Ebenso zeigten die beiden Autoren, daß die Kurven anders verlaufen, wenn die gemessenen Blätter in Ätherdampf, Stickstoff oder reinem Wasserstoff gehalten werden. Die Spannungsaus schläge in positiver Richtung werden kurz als Reduktion, die Ausschläge in negativer Richtung als Oxydation einer Säure gedeutet.

Der folgenden Arbeit ist nun als Ziel gesetzt, in der Fortführung und Verfeinerung der Versuchstechnik von W a l l e r (1925) den photoelektrischen Effekt in weiteren Abhängigkeiten zu untersuchen. Es soll vor allem festgestellt werden, ob es eine Eigenheit dieses Effektes ist, daß in allen Arbeiten uneinheitliche und wenig reproduzierbare Spannungskurven erhalten wurden, oder ob diese Tatsache nicht vielmehr darauf zurückzuführen sein könnte, daß irgendwelche einwirkenden Faktoren nicht als solche erkannt worden sind. Schließlich geht die Absicht auch dahin, aus einer möglichst umfassenden Beschreibung des Effektes einen Hinweis zu erhalten, welcherart die Vorgänge sein könnten, die von solchen elektrischen Spannungsänderungen begleitet sind, um schließlich auf diesem Wege vielleicht zu neuen Erkenntnissen über die ersten Reaktionen der Photosynthese zu gelangen.

Methodisches

1. Meßinstrument

Es ist wohl vor allem die Methodik und die Frage eines geeigneten Meßinstrumentes, die bewirken konnte, daß bis heute elektrische Mes-

sungen an pflanzlichen Geweben so wenig häufig sind. Die Schwierigkeit liegt nicht einmal daran, daß die von Pflanzen erzeugten elektrischen Spannungen derart klein sind; sondern die Ursache ist darin zu suchen, daß pflanzliche Gewebe einen außergewöhnlich hohen inneren Widerstand haben.

Dieser innere Widerstand darf jedoch nicht mit dem Leitungswiderstand verwechselt oder ihm gleichgesetzt werden. Wird an pflanzlichen Geweben mit angelegter Spannung von 1—10 Volt in üblicher Weise der Widerstand bestimmt, so erhalten wir Werte von 1000—10 000 Ohm, wird eine Wechsellspannung angelegt, eher noch kleinere Werte (P a e c h , 1940). Die Untersuchungen von B l i n k s (1929) zeigen jedoch, daß der Leitungswiderstand von Algen sehr stark abhängig ist von der angelegten, zur Messung benötigten Spannung. Je kleiner diese Spannung gewählt wird, desto größer wird der gemessene Widerstand, und B l i n k s (1929) erhält bei seinen Messungen an *Valonia ventricosa* mit angelegten Spannungen von 10 Millivolt (mV) Werte von 1600 bis 5000 Ohm, an Zellen von *Nitella flexilis* bei einem Elektrodenabstand von 1 cm sogar Werte von 1—5 Megaohm (10^6 Ohm).

Als innerer Widerstand wird nun derjenige Widerstand bezeichnet, welcher auftritt, wenn die angelegte Spannung beliebig klein wird, d. h. bei Untersuchungen an Pflanzen höchstens einige Millivolt beträgt. Nach meinen ungefähren Messungen liegt er bei meiner Versuchsanordnung etwa in der Größenordnung von 1 Megaohm ($= 10^6$ Ohm).

Dieser innere Widerstand ist deswegen wesentlich, weil er bei einer Spannungsmessung in Beziehung gesetzt werden muß zum Eingangswiderstand des verwendeten Meßinstrumentes. Eine gegebene Spannung kann nur dann richtig gemessen werden, wenn der innere Widerstand der Spannungsquelle sehr viel kleiner ist als der Eingangswiderstand des Meßinstrumentes, d. h. es muß ein Meßinstrument gefunden werden, dessen Eingangswiderstand derart hoch ist, daß die 10^6 Ohm innerer Widerstand des pflanzlichen Gewebes dagegen vernachlässigt werden können.

Dies kann durch folgende Überlegung anschaulich gemacht werden: Eine gegebene Spannung wird sich über einen äußeren Stromkreis mit geringem Widerstand sogleich entladen und kann bei hohem innerem Widerstand nur sehr langsam wieder aufgebaut werden.

Kurz zusammengefaßt heißt dies, daß bei der Pflanze eine reine Spannungsmessung angewendet werden muß, d. h. man darf ihr keinen Strom entnehmen, sondern es können nur rein statische Potentiale gemessen werden.

Dies zu erreichen, sind verschiedene Wege versucht worden. Die ersten Experimentatoren zu Ende des letzten Jahrhunderts (H a a k e , 1892, K l e i n , 1898) maßen mit einem Quecksilber-Kapillar-Elektro-

meter nach L i p p m a n n. Dieses erlaubt, Spannungen von 1 Millivolt noch deutlich abzulesen. Der Eingangswiderstand beträgt etwa 10^4 Ohm, ist also für die Messung elektrischer Potentiale bei Pflanzen zu klein. Eine qualitative Potentialverteilung kann jedoch damit erfaßt werden.

Die meistverwendete Möglichkeit wurde aber dann die sogenannte *Kompensationsschaltung*. Ihr liegt die einfache Überlegung zugrunde, daß der Pflanze kein Strom entnommen werden muß, wenn ein gleiches, aber entgegengerichtetes Potential von außen an die Pflanze gelegt wird. Mit einem niederohmigen empfindlichen Galvanometer kann bei geeigneter Schaltung leicht festgestellt werden, ob die Spannung genau auf Null kompensiert ist. Nachher wird dann mit beliebigen Instrumenten die von außen angelegte Kompensationsspannung gemessen, die ja genau gleich der elektrischen Spannung in der Pflanze sein muß.

Der große Nachteil dieser Schaltung liegt darin, daß in jedem Ablesungsmoment die Kompensationsspannung neu einreguliert werden muß, so daß eine kontinuierliche Registrierung nicht möglich wird.

Durch das Entgegenkommen von Prof. Dr. P. H u b e r, Vorsteher der Physikalischen Anstalt der Universität Basel, war es mir möglich, ein Instrument zu verwenden, das sowohl einen sehr hohen Eingangswiderstand hatte als auch eine direkte zeitliche Registrierung erlaubte.

Dieses *Vibrationselektrometer*¹ beruht auf einem wenig verwendeten Prinzip der Umwandlung von Gleichspannung in Wechselspannung. Die zu messende Gleichspannung wird auf einen Kondensator geleitet, dessen Plattenabstand vibrierend verändert wird. Dadurch wird die Gleichspannung in Wechselspannung umgewandelt und kann als solche leichter verstärkt werden. Da ein elektrischer Kondensator für Gleichspannung einem absoluten Isolator gleichkommt, ist der Eingangswiderstand dieses Elektrometers sehr hoch (ca. 10^{14} Ohm). An die Endstufe des Verstärkers kann jedes beliebige registrierende Galvanometer angeschlossen werden.

Das Elektrometer ist auf acht Empfindlichkeitsbereiche umschaltbar. Beim empfindlichsten Bereich beträgt der Vollausschlag (= 100 Skalenteile) 1 Millivolt, so daß also ein Ausschlag von 5 Mikrovolt (10^{-6} Volt) noch abgelesen werden kann, eine Empfindlichkeit, die für pflanzliche Potentialdifferenzen nicht benötigt wird. Beim wenigstempfindlichen Bereich betragen 100 Skalenteile 5 Volt. In dieser Weise kann für jede Messung der entsprechende Empfindlichkeitsbereich gewählt werden.

Seiner Konstruktion nach kann dieses Meßinstrument ebenso auch für pH-Messungen wie für Messungen von Oxydo-Reduktionspotentialen verwendet werden.

¹ Gebaut in der Physikalischen Anstalt der Universität Basel unter der Leitung von Prof. Dr. E. B a l d i n g e r.

Als registrierendes Galvanometer hatte ich ein *Multiflex-Spiegel-Galvanometer* Typ MGF III angeschlossen (Eingangswiderstand = 4500 Ohm, Empfindlichkeit = $2 \cdot 10^{-9}$ Amp/mm, umschaltbar auf drei Empfindlichkeitsbereiche). Da der Verstärker des Elektrometers für ein gewöhnliches Milliampereometer dimensioniert war, mußte die Empfindlichkeit des Multiflex-Galvanometers durch einen parallel geschalteten Widerstand wesentlich herabgesetzt werden. Der Vollausschlag dieses Galvanometers betrug 20 cm. Bei der meistverwendeten Empfindlichkeitsstufe des Elektrometers (Vollausschlag = 100 Millivolt) ergab eine Änderung von 1 mV einen Ausschlag des Lichtzeigers von 2 mm.

Registriert wurde mit aufgesetzter Registriertrommel auf Registrierpapier «Textoscil» der Firma Tellko (Fribourg).

Ein elektrischer Synchronmotor mit einem Untersetzungsgetriebe ermöglichte verschiedene Registriergeschwindigkeiten: Bei der langsamsten dauerte eine Umdrehung (24 cm Registrierpapier) 24 Stunden, bei der raschesten 30 Sekunden. Dazwischen lagen 9 weitere mögliche Registriergeschwindigkeiten. Für die folgenden Messungen wurde meist mit einer Umdrehung in einer Stunde registriert.

2. Elektroden

Beim Durchgehen von Arbeiten im Gebiete pflanzlicher Elektrophysiologie trifft man auf sehr verschiedene Modelle von Elektroden. Für rein metallische Elektroden kann allein Platin verwendet werden. Viel häufiger werden aber elektrolytische Elektroden gebraucht, wie etwa Silber-Silbernitrat-, Silber-Silberchlorid- und vor allem Zink-Zinksulfat-Elektroden.

Ich bin nicht in der Lage, zu beurteilen, welche Vorteile und Nachteile den einzelnen verschiedenen Modellen anhaften, da ich selbst nur mit Platin- und mit Zink-Zinksulfat-Elektroden gearbeitet habe.

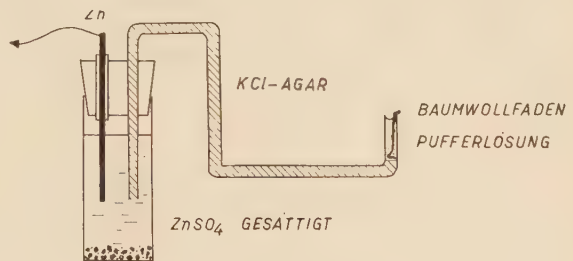
Zu Anfang meiner Untersuchungen benützte ich als Elektroden dünne Platindrähte, die in das Blatt eingestochen wurden. Der Draht konnte über mehrere Tage an derselben Stelle belassen werden, ohne daß irgendwie eine Beeinträchtigung der Reaktion auftrat. Nach dem Einstich mußte etwa eine Stunde zugewartet werden, bis mit der Messung begonnen werden durfte, da zunächst durch Verletzungsspannungen zuverlässige Aufnahmen verunmöglicht wurden.

Ein großer Nachteil dieser Platinelektroden — weswegen ich auch diese Methode aufgab — bestand darin, daß das Ruhepotential, welches ständig über den Elektroden gemessen wird, wegen auftretender Polarisationsspannungen niemals konstant wurde, sondern über Tage und Wochen hin, wenn auch langsam, sich stets veränderte. Ein weiterer Nachteil war, daß der innere Widerstand der Pflanze durch die Polarisationsspannungen etwa um das Hundertfache erhöht wurde — was bei dem enormen Eingangswiderstand des Elektrometers zwar wenig störte.

Muß aus zwingenden Gründen auf eine Elektrodenableitung über Flüssigkeiten verzichtet werden, so ist ohne Zweifel mit Platinelektroden noch vieles erreichbar. Die Reaktionen, die im folgenden beschrieben sind, werden sowohl mit Platin- wie mit Zink-Zinksulfat-Elektroden erhalten, nur daß bei den Platinelektroden ständig eine Ungewißheit über die Verschiebungen des Grundpotentials bleibt.

In Fig. 1 ist der Aufbau der von mir hauptsächlich verwendeten Zink-Zinksulfat-Elektrode schematisch gezeichnet: In einem zylindrischen Glasgefäß ist gesättigte Zinksulfatlösung. Darenin taucht ein Stab aus Zinkblech. Von diesem führt über eine Klemme ein Draht nach dem Elektrometer. Die Verbindung vom Blatt zur Zinksulfatlösung konnte wegen der zu erwartenden Schädigungen nicht direkt hergestellt werden. Zunächst war also ein Glasrohr mit Kaliumchlorid-Agar in die Zinksulfatlösung eingetaucht. Auch der Kaliumchlorid-Agar konnte nicht

Figur 1
Schematische Darstellung
der verwendeten Zink-
Zinksulfat-Elektrode



direkt an das Blatt gelegt werden, da der fest gewordene Agar keinen guten Kontakt gewährleistete. Als Kontaktflüssigkeit bewährte sich 1/50molarer Phosphatpuffer. Dieser wurde mit einem Baumwollfaden an die Blattunterseite gebracht. Eine derartige Elektrode konnte ohne Schädigung des Gewebes während 24 Stunden am Blatte angelegt bleiben. Meist blieb sie nur während 8—10 Stunden am Blatte, konnte aber täglich wieder an der gleichen Stelle angelegt werden.

Die andere Elektrode, ein Glasrohr mit Kaliumchlorid-Agar, steckte meist in der Topferde der Versuchspflanze. Dies reichte als Kontakt voll aus. Es ist bereits hier anzumerken, daß diese kleine Verschiedenheit der Elektroden — die eine steckt ohne Pufferlösung in Erde, während die andere mit 1/50molarer Pufferlösung am Blatte anliegt — schon einen Einfluß auf die Grundspannung hat. Diese Asymmetrie läßt zwischen den beiden Elektroden eine Spannung von 2—10 mV entstehen. Die Spannung ist vor allem von der Konzentration der Pufferlösung abhängig, welche durch Verdunstung im Laufe des Tages etwas variiert.

Mit diesen Elektroden konnte gleich nach Anlegen an die Pflanze mit der Messung begonnen werden.

3. Versuchspflanze

A. D. Waller (1900) und J. C. Waller (1925), welche vor allem photoelektrische Messungen an höheren Pflanzen vorgenommen haben, beschreiben Effekte an sehr verschiedenen Organismen, beispielsweise an *Iris Xiphium*, *Narcissus Pseudonarcissus*, *Primula vulgaris*, *Anemone coronaria*, *Pelargonium zonale* und *Ranunculus repens*.

Ich wählte daraus *Pelargonium zonale* (L.) Aiton, da dies jederzeit leicht zu beschaffen und neu zu ziehen war, zunächst mit der Absicht, später andere Pflanzen in gleicher Weise zu untersuchen. Es zeigte sich jedoch, daß an dieser einen Pflanzenart genügend Einzelheiten zu erforschen blieben, so daß ich von Experimenten mit anderen Spezies und Gattungen absah. Die Resultate und Erfahrungen mit dieser Pflanze sowie einige wenige Versuche an anderen Arten machen es jedoch sehr wahrscheinlich, daß an den Blättern der meisten höheren Pflanzen ähnliche Potentialänderungen zu messen sein werden.

Es wurden zu den Messungen meist junge, aus Stecklingen gezogene Pflanzen verwendet. Eine Pflanze, ja ein einzelnes Blatt an einer Pflanze diente über Wochen, sogar über Monate zu elektrophysiologischen Messungen.

4. Licht

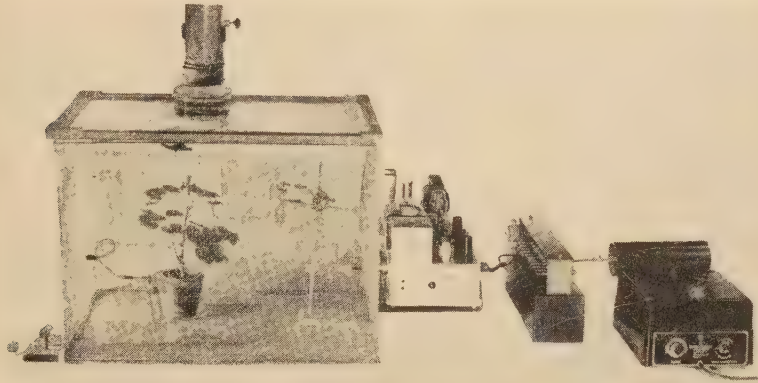
Die Versuche wurden in einer Dunkelkammer bei konstanter Temperatur und Feuchtigkeit angestellt. Während der Messungen wurde die Pflanze wohl belichtet, jedoch meist nur einige Minuten bis höchstens $1\frac{1}{2}$ Stunde. Um ihr dennoch das zum Leben notwendige Licht zu geben, wurde sie jeweils nachts während 12 Stunden mit fünf Tageslichtleuchtrohren belichtet. Im Abstand von 150 cm war die Intensität jedoch nur noch 1200 Lux, was einem nichtsonnigen Standorte im Freien entspricht. Die Pflanzen hielten sich unter diesen Bedingungen gut, nur wuchsen sie stärker als normal in die Länge, und auch bei 14stündiger Belichtung kam keine der Pflanzen je zum Blühen.

Während der Messungen selbst wurde mit einer opalisierten 75-Watt-Glühlampe, wie sie für photographische Vergrößerungsapparate in Gebrauch sind, belichtet. Das Licht wurde durch eine Kondensorlinse gesammelt und zur Absorption der Wärmestrahlen zuerst durch eine Kupfersulfatlösung geleitet. Durch eingeschobene Lochblenden gleich unterhalb der Kondensorlinse konnte die Lichtintensität beliebig variiert werden, ohne daß die Größe des belichteten Feldes und die Wellenzusammensetzung des Lichtes verändert wurde. Für die höchsten Lichtintensitäten wurde der Lichtstrahl eines Projektionsapparates mit einem Spiegel durch die Kupfersulfatlösung auf das Blatt geführt.

Die Messung der Lichtintensität erfolgte mit einem geeichten Luxmeter der Firma Trüb-Täuber.

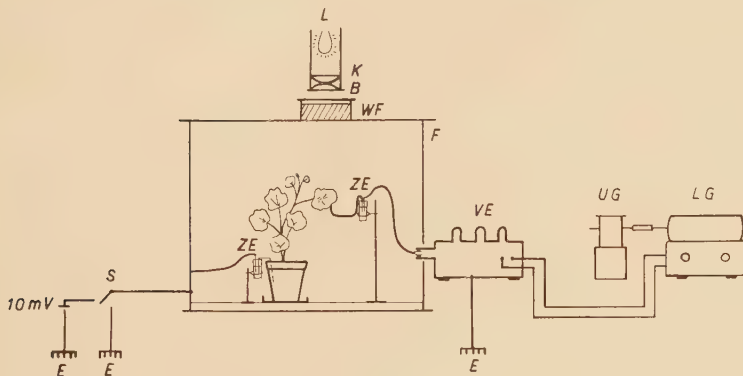
5. Versuchsanordnung im ganzen

In Figur 2 ist eine photographische Aufnahme und in Figur 3 eine schematische Zeichnung der ganzen Versuchsanordnung dargestellt. Die Versuchspflanze befindet sich zum Schutze gegen äußere elektrische Störungen in einem Faraday-Käfig (F). Dies ist ein Käfig aus Draht-



Figur 2

Photographische Aufnahme der benützten Versuchsanordnung



Figur 3

Schematische Darstellung der Versuchsanordnung
Beschreibung und Erklärung der Bezeichnungen im Text

gitter, der gegen elektrische Felder abzuschirmen vermag. Von den Zink-Zinksulfat-Elektroden (ZE) ist die eine an der Unterseite eines Blattes angelegt, die andere steckt bei den meisten Versuchen in der Erde des Topfes; sie kann über Wochen und Monate da steckengelassen werden, während die erste jeden Morgen neu an der Blattunterseite angelegt wird.

Von der oberen Elektrode geht die Zuleitung direkt zur Eingangsbuchse des Vibrationselektrometers (VE). An dieses ist das registrierende Lichtstrichgalvanometer (LG) angeschlossen. Mit einem Untersetzungsgetriebe (UG) wird die Trommel mit dem Registrierpapier von einem elektrischen Synchronmotor angetrieben. Die andere Elektrode ist direkt mit dem Faraday-Käfig verbunden. Dieser ist über den Schalter (S) in Verbindung mit Erde (E).

Es ist dies nicht die übliche Anordnung, da man sonst bei Spannungsmessungen gewohnt ist, beide Elektroden direkt ins Meßinstrument abgeleitet zu sehen. Dies ist jedoch hier nur scheinbar nicht der Fall. Die Konstruktion des Elektrometers ist derart, daß der Eingang der zweiten Elektrode gleich mit der Erdleitung des Instrumentes zusammengelegt ist. Dies erleichtert meist die Versuchsanordnung.

Der Schalter (S) ermöglicht eine Kontrolle der gesamten Versuchsanordnung: Wird er umgestellt, so ist damit eine Spannung von 10 mV in den gemessenen Kreis geschaltet. Zeigt das Meßinstrument diese 10 mV an, so sind alle dazwischenliegenden Kontakte in Ordnung.

Auf dem abhebbaren Deckel des Faraday-Käfigs befindet sich in einer Glasschale die Kupfersulfatlösung (WF), die eine Wärmeeinstrahlung mit der Belichtung verhindert. Darüber hängt die Lampe (L) mit der Kondensorlinse (K). Unterhalb dieser Kondensorlinse können beliebige Lochblenden (B) eingeschoben und damit die Lichtintensität variiert werden. Die Größe des belichteten Feldes wird dadurch nicht beeinflußt, ebenso bleibt die spektrale Zusammensetzung des Lichtes dieselbe.

Experimentelle Ergebnisse

1. Reaktion auf plötzliche Belichtung

a) Ruhepotential

Wird in der vorher beschriebenen Weise durch zwei Elektroden von der Pflanze die Spannung abgeleitet, so ist ohne Belichtung schon immer eine Potentialdifferenz über diesen beiden Elektroden zu registrieren. Dieses Ruhepotential ist jedoch nicht allein durch Spannungen in der Pflanze bedingt. Bei den Zink-Zinksulfat-Elektroden rührt es zu einem Teil daher, daß für die Verbindung Blatt—Elektrode eine Phosphatpufferlösung verwendet wird, während die andere Elektrode direkt mit Kaliumchlorid-Agar in der Topferde steckt.

Bei Platinelektroden ist der Hauptanteil dieses Ruhepotentials durch Polarisierungsspannungen zu erklären. Es kann hier Werte bis zu 300 mV annehmen und wechselt in seiner Art und Größe von Einstich zu Einstich. Bald zeigte das Blatt eine negative Spannung gegen Erde, bald eine positive. Die Ursache blieb jeweils unbekannt.

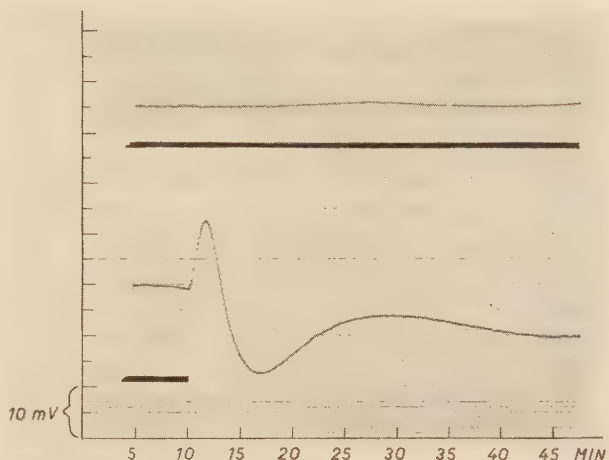
Mit Zink-Zinksulfat-Elektroden betrug das Ruhepotential normalerweise 10—60 mV, wobei das Blatt negativ gegen Erde war.

In dieser Arbeit ist davon abgesehen worden, die Bedeutung dieser Grundspannung näher zu untersuchen. Ebenso wurde es unterlassen, aufzuzeigen, welche Faktoren die Größe dieses Grundpotentials beeinflussen. Es wurden hier allein die *Veränderungen dieses Potentials* untersucht, die auftreten, wenn ein assimilierendes Blatt belichtet wird. Dies kann deswegen leicht verantwortet werden, weil sich immer wieder gezeigt hat, daß das Ruhepotential in keiner Weise die untersuchte Reaktion zu beeinflussen vermag. Der Kurvenverlauf blieb genau derselbe, ob das Ruhepotential 10 oder 50 mV betrug.

b) Normaler Spannungsverlauf bei plötzlicher Belichtung

In Figur 4 sind die Originalaufnahmen von zwei Spannungskurven dargestellt. Die obere Kurve zeigt den Spannungsverlauf, wenn die

Figur 4
Spannungsverlauf
bei völliger Dunkel-
heit (obere Kurve)
und normaler Kur-
venverlauf bei plötz-
licher Belichtung
(untere Kurve).
Originalaufnahme.
(Der schwarze
Strich bezeichnet die
Dunkelzeit.) Be-
lichtung mit 850 Lux,
20° C



Pflanze während der ganzen Versuchszeit in Dunkelheit gelassen wird; die untere Kurve zeigt einen normalen Verlauf, wenn die Pflanze während der gemessenen Zeit plötzlich belichtet wird. Zunächst besteht hier, wie auch in der oberen Kurve, bei Dunkelheit eine meist recht konstante Grundspannung. Spätestens 5 Sekunden, nachdem Licht gegeben wird, beginnt die Spannung zu steigen. Sie nimmt nach etwa 1—2 Minuten einen maximalen Wert ein, sinkt dann unter das Dunkelpotential auf einen minimalen Wert und erreicht nach 20—30 Minuten eine Höhe, die sie im weiteren beibehält. Dieser konstante Wert bei Licht liegt meist unter dem Wert der Dunkelspannung.

Mit der Bezeichnung «normal» verlaufende Spannungskurve ist hier lediglich gemeint, daß die Spannung des Blattes gegen Erde sich auf

diese Weise verändert, wenn es plötzlich belichtet wird. In welcher Weise dieser «normale» Spannungsverlauf durch Änderungen der Versuchsbedingungen variiert, sollen die weiteren Untersuchungen zeigen. Die Möglichkeit einer genauen Reproduktion eines derartigen Kurvenverlaufes wird am Ende dieser Arbeit noch eingehend erörtert.

Zu der Darstellung der Kurven seien noch folgende Bemerkungen angeführt: Einzig die Kurven in Figur 4 sind als Originalaufnahmen wiedergegeben. Die Kurven der folgenden Figuren sind, um eine klare und übersichtliche Zusammenstellung zu ermöglichen, durchgepaust worden. Es sind aber deswegen nicht etwa schematisierte oder vereinfachte Bilder, sondern es ist der jeweils einmalige, unter den genannten Versuchsbedingungen *registrierte* Kurvenverlauf vollständig dargestellt.

Auf der Abszisse ist eine Einteilung in Minuten vorgenommen und der zeitliche Ablauf damit fixiert. Auf der Ordinate dagegen wurde lediglich der Abstand von 10 zu 10 Millivolt (mV) markiert. Dies deswegen, weil die Kurven durchwegs nicht auf der wahren Höhe ihrer Grundspannung wiedergegeben worden sind. Sonst wäre eine Darstellung wie die der folgenden Kurvenreihen nicht in derart übersichtlicher Weise möglich geworden.

Da das Potential der Elektrode am Blatte stets einen negativen Wert gegen die Elektrode in der Topferde einnimmt, steht das Koordinatensystem eigentlich verkehrt. Wenn eine Skala in Millivolt angebracht wäre, so müßten die Werte -10 , -20 und -30 mV aufgetragen sein.

Der Verlauf der unteren Kurve in Figur 4 zeigt also, daß auf Licht hin das Blatt zunächst sein Potential in negativer Richtung vergrößert, daß nach dem Umkehrpunkt dieses Potential in positiver Richtung bis unter den Dunkelwert sinkt, noch einmal seine Richtung ändert und sich schließlich einem konstanten Wert nähert.

Es wird also hier der absolute Wert der Potentialdifferenzen festgehalten.

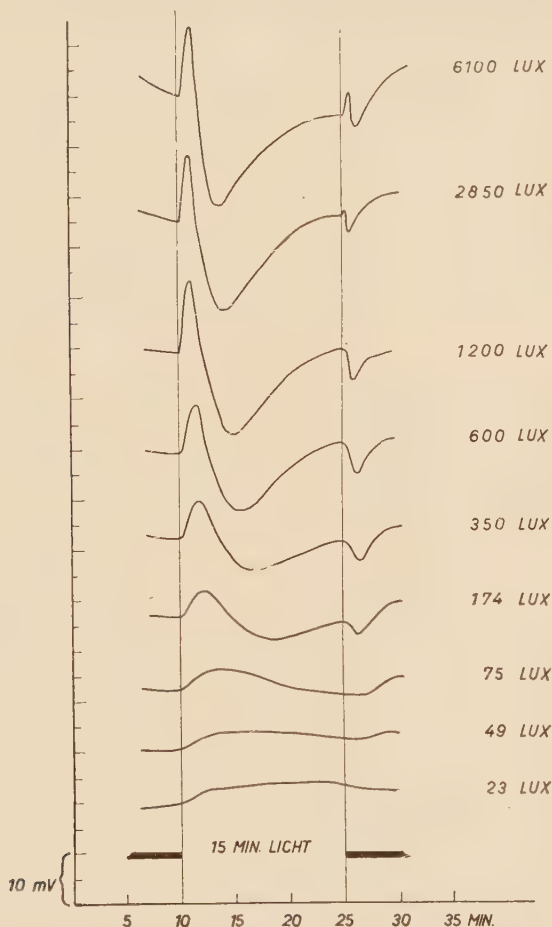
c) Einfluß verschiedener Lichtintensitäten

In Figur 5 sind neun Kurven zusammengestellt, aufgenommen bei Belichtung mit verschiedenen Lichtintensitäten unter sonst gleichen Bedingungen. Die Versuchsreihe ist derart angestellt, daß, beginnend mit einer Lichtintensität von 23 Lux, die nächsthöhere Intensität stets ungefähr das Doppelte der vorherigen beträgt bis zur höchsten Intensität von 6100 Lux.

Deutliche Veränderungen im Kurvenverlauf mit zunehmender Lichtintensität werden hier offensichtlich. Am eindrucklichsten ist wohl das Anwachsen der Ausschlagsgröße nach aufwärts. Bei 23 Lux erfolgt beinahe keine Reaktion auf Belichtung hin, schon bei 75 Lux wird der Ausschlag deutlich; er nimmt zu bis zu 1200 Lux, wächst aber bei Belichtung mit noch höheren Lichtintensitäten nicht mehr weiter an.

Bei genauer Betrachtung zeigen sich jedoch noch weitere Verschiedenheiten der einzelnen Kurven. Zum Beispiel nimmt die Zeitspanne, die benötigt wird vom Eintritt des Lichtes bis zum maximalen Ausschlagswert, mit zunehmender Lichtintensität sehr deutlich ab. Ebenso zeigt sich, daß bei den drei unteren Kurven ein Ausschlag nach abwärts nicht deutlich zu erkennen ist. Wohl sinkt die Spannung unter den Dunkelwert, doch wird kein erneuter Umkehrpunkt mehr erreicht. Erst bei Be-

Figur 5
Spannungsverlauf bei Be-
lichtung mit verschiede-
ner Intensität. 20° C

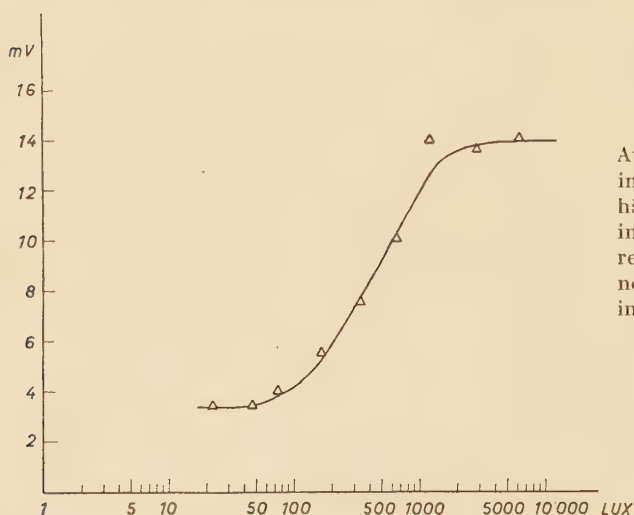


lichtung mit 174 Lux, deutlicher noch bei höheren Intensitäten, darf von einem zweiten Ausschlag gesprochen werden. Schließlich sind auch Unterschiede in der Reaktion des Blattes auf die plötzliche Dunkelheit nach der Belichtung nicht zu übersehen.

Die Versuchung liegt nahe, für die elektrische Reaktion auf Licht hin zunächst allein die Größe des Ausschlages nach aufwärts auszu-

messen, in der Annahme, daß dieser erste Ausschlag gleichsam für den ganzen Verlauf repräsentativ sei, und ich gestehe, daß ich für die erste Zeit meiner Experimente dieser Versuchung tatsächlich erlegen bin, da in der Tat häufig eine Änderung des Verlaufes am deutlichsten in dieser Ausschlagsgröße sich abzeichnet. Daß dieses Beginnen sich bei ernsthafter Betrachtung als unrichtig erweist, soll in den späteren Abschnitten immer wieder gezeigt werden.

Wenn vorhin gesagt worden ist, alle diese Kurven seien einmalige Aufnahmen, so ist damit nicht gesagt, daß alle Versuchsreihen nur einmal durchgemessen worden sind. Wenn auch in verschiedenen Versuchen die Ausschlagsgrößen nach aufwärts und abwärts nicht immer genau den gleichen Wert in Millivolt aufweisen, so hat sich doch durch



Figur 6
Ausschlag nach aufwärts in Millivolt (mV) in Abhängigkeit von der Lichtintensität (aus der Kurvenreihe von Figur 5 entnommen). Lichtintensität in Lux logarithmisch aufgetragen

viele Versuchsreihen gezeigt, daß die aufgezählten qualitativen Veränderungen in jeder Reihe mit derart abgestuften Lichtintensitäten analog aufgezeichnet werden. Es kann lediglich nicht ausgesagt werden, daß an einem *Pelargonium*blatt, das mit 660 Lux belichtet wird, ein Ausschlag von genau 10 mV registriert werden muß. Doch kann mit Sicherheit gesagt werden, daß der Ausschlag nach aufwärts bei 1600 Lux wesentlich größer sein wird als der Ausschlag mit nur 200 Lux.

Es möchte damit ausgedrückt sein, daß ich in dieser Arbeit darauf verzichten will, Zahlenwerte, die einmalig sind, anzugeben. Ich möchte vielmehr die Art der jeweiligen Abhängigkeit, die allgemeingültig ist, darzustellen versuchen.

So möge man es nicht mißverstehen, wenn in Figur 6 die Zahlenwerte der Ausschlagsgrößen nach aufwärts (also der Betrag, um welchen

die Spannung des Blattes gegen Erde bei Belichtung zuerst zunimmt) in Abhängigkeit von der gegebenen Lichtintensität aufgetragen sind. Die Zahlenwerte sind an den in Figur 5 zusammengestellten Kurven ausgemessen worden. Dabei ist die Lichtintensität in Lux auf der Abszisse in logarithmischem Maßstabe aufgetragen, während auf der Ordinate die Ausschlagsgröße in Millivolt vermerkt ist.

Es sind nicht die Zahlenwerte als solche hier wesentlich, sondern es soll mit der Kurve, die durch die einzelnen Punkte gelegt ist, vor allem die Art der Abhängigkeit gezeigt werden. Die Zahlenwerte mögen in anderen Versuchsreihen anders sein, jedoch das Kurvenbild wird immer dem in Figur 6 gezeigten analog sein.

Es ist dies ein für biologische Messungen typisches Kurvenbild: Bei sehr schwachen Lichtintensitäten erfolgt kaum ein Ausschlag, auch bewirkt eine Intensitätssteigerung noch sehr wenig; zwischen 100 und 1000 Lux nimmt jedoch der Ausschlag proportional dem Logarithmus der Lichtintensität zu. Bei Licht über 1200 Lux bewirkt eine Intensitätssteigerung keine Vergrößerung des Ausschlages mehr.

d) Kontrollversuche an toten Blättern sowie an anorganischen Modellen

Die Frage kann nicht ausbleiben, ob diese aufgezeichneten Reaktionen wirklich Äußerungen von lebendem Gewebe seien oder ob nicht hier auch Kontaktpotentiale, temperaturempfindliche Lötstellen oder irgendwelche unbekannte elektrische Spannungsquellen Lebensäußerungen vortäuschen.

Versuche wurden angestellt an in kochendem Wasser getöteten Blättern, an verdorrten und an gelben Blättern; in keinem Falle sind irgendwelche Reaktionen elektrischer Natur registriert worden. Auch wenn die Elektroden statt durch die Pflanze durch ein in Salzlösung getauchtes Filtrierpapier verbunden wurden, sind bei plötzlicher Belichtung keine Spannungsänderungen aufgetreten.

Der Verdacht, daß hier unkontrollierbare Spannungsänderungen, hervorgerufen durch die Versuchsaufstellung, registriert worden sind, darf also mit völliger Sicherheit zurückgewiesen werden.

Es mag an dieser Stelle noch einmal auf die Versuche von A. D. Waller (1900) und J. C. Waller (1925) hingewiesen werden. Ihre Untersuchungen zeigen, daß durch Chlorophyll gefiltertes Licht keine elektrischen Reaktionen hervorzurufen vermag. Ebenso erfolgt kein elektrischer Effekt, wenn die Elektrode an weißen, chlorophyllfreien Stellen von panaschierten Blättern anliegt. Dies mag zeigen, daß die photoelektrische Reaktion auch an lebenden Blättern ausschließlich bei Anwesenheit von Chlorophyll erfolgt.

2. Lokalisierung des photoelektrischen Effektes

Es muß hier einmal mehr festgestellt sein, daß jegliche Messung elektrischer Potentiale grundsätzlich eine Messung der Summe aller Teilpotentiale ist, die irgendwo zwischen den Eingangsbuchsen des Meßinstrumentes entstehen können; und es ist aus der gemessenen Spannung nicht herauszulesen, aus wie vielen und wie großen einzelnen Summanden sie sich zusammensetzt.

So ist auch bei meiner Versuchsanordnung zunächst durchaus nicht als sicher anzunehmen, daß die aufgezeichneten Spannungsschwankungen allein in dem gemessenen Blatte ihren Ursprung haben. Vielmehr könnten sehr wohl auch auf dem Wege vom Blatte zur Topferde auf Licht hin noch Beiträge zu diesen Potentialänderungen geleistet werden. Im folgenden sind Versuche beschrieben, die auf zwei verschiedene Arten eine möglichst genaue *Lokalisierung* des photoelektrischen Effektes anstreben.

a) Einfluß der Elektrodenabgriffstellen

Zum ersten wurden Messungen angestellt, bei welchen die Elektroden an verschiedenen Stellen der Pflanze angelegt wurden.

J. C. Waller (1925) beschreibt Versuche über photoelektrische Ströme mit folgender Meßmethodik: Er legt beide Zink-Zinksulfat-Elektroden an die Blattunterseite desselben Blattes, jede an eine Blatthälfte. Die eine Blatthälfte hält er während der ganzen Versuchszeit dunkel, indem er sie mit schwarzem Papier abdeckt, die andere Blatthälfte wird plötzlich belichtet.

Ich selbst benützte zuerst die gleiche Versuchsanstellung und erhielt auch Spannungsausschläge derselben Art und Größe, wie Waller (1925) sie abbildet; er hat jedoch in all seinen dargestellten Spannungskurven nie länger als fünf Minuten Licht gegeben.

Bald versuchte ich aber den Einfluß zu ermitteln, den eine Veränderung der Abgriffstellen hervorrufen konnte. So wurden die Elektroden an ganz verschiedenen Orten der Pflanze angelegt und die sich ergebenden elektrischen Reaktionen aufgezeichnet. Dabei zeigten sich folgende Verhältnisse: Wenn gegen Erde gemessen wird — wenn also eine Elektrode in der Topferde steckt —, so können nur elektrische Potentialänderungen registriert werden, wenn die andere Elektrode einer *Blattfläche* anliegt. Wird sie an Blattstiel oder Pflanzenstengel angelegt, so erfolgt auf Belichtung hin keinerlei Reaktion. Läßt man umgekehrt eine Elektrode an einem Blatte fest angelegt, so bleibt der photoelektrische Effekt genau gleich, ob die andere Elektrode in der Topferde steckt oder ob sie am Pflanzenstengel oder am Blattstiele anliegt.

Ebenfalls gleiche Kurven werden erhalten, wenn an einem einzelnen vom Stocke losgerissenen Blatte derart gemessen wird, daß eine Elek-

trode am Blatte anliegt, die andere dagegen am Blattstiel oder besser einfach im Wasser liegt, in welchem das Blatt eingestellt ist.

Daraus wird deutlich, daß infolge plötzlicher Belichtung lediglich im Blattgewebe elektrische Potentialänderungen auftreten, nicht aber in den übrigen Pflanzenteilen.

Der Technik von Waller folgend, kann auch derart gemessen werden, daß beide Elektroden am selben Blatte angelegt werden, die eine jedoch durch schwarzes Papier abgedeckt bleibt und somit nicht belichtet wird. Die entstehende Spannungskurve bleibt dieselbe, wie wenn gegen Erde gemessen wird. Mit dem gleichen Resultat kann auch die zweite Elektrode an irgendeinem anderen Blatte derselben Pflanze angelegt werden, wenn dieses dunkel gehalten wird.

So zeigt sich also, daß es wesentlich ist, daß eine der beiden Elektroden ständig auf gleichem Potentiale gehalten wird, sei es dadurch, daß sie an Stellen angelegt wird, die auf Belichtung hin nicht elektrisch reagieren, sei es dadurch, daß sie an einer Stelle anliegt, die vor Belichtung geschützt wird. Diese Elektrode wirkt also lediglich als *Bezugselektrode*.

Versuche, beide Elektroden an Blättern, die gleichzeitig belichtet werden, anzulegen, zeigen, daß jedesmal die Elektrode, welche an einem der Lichtquelle näher liegenden Blatte angelegt wurde, den Ausschlag nach aufwärts verzeichnete, jedoch war der Ausschlag je nach der Größe der Lichtdifferenz sehr unterschiedlich groß. Es kann dabei auch vorkommen, daß überhaupt keine elektrische Reaktion wahrgenommen wird, nicht etwa deswegen, weil keine solche Reaktion ausgelöst worden ist, sondern einfach deswegen, weil beide Blattstellen dieselbe Reaktion durchlaufen und somit ihre Potentiale gegeneinander völlig gleich bleiben, obgleich sie gegen Erde die bekannte Spannungskurve beschreiben. Tatsächlich wurde dies durch Versuche nachgewiesen.

Werden die resultierenden Kurven verschiedener Blätter gegen Erde verglichen, so zeigt sich, daß sie, wenn unter gleichen Bedingungen aufgenommen, selten völlig übereinstimmen. Die Erfahrung hat gezeigt, daß ältere, dunkelgrün gefärbte Blätter eher größere Spannungsausschläge ergeben als hellgrüne. Es mag sein, daß dies mit dem Chlorophyllgehalte der Blätter in Beziehung steht.

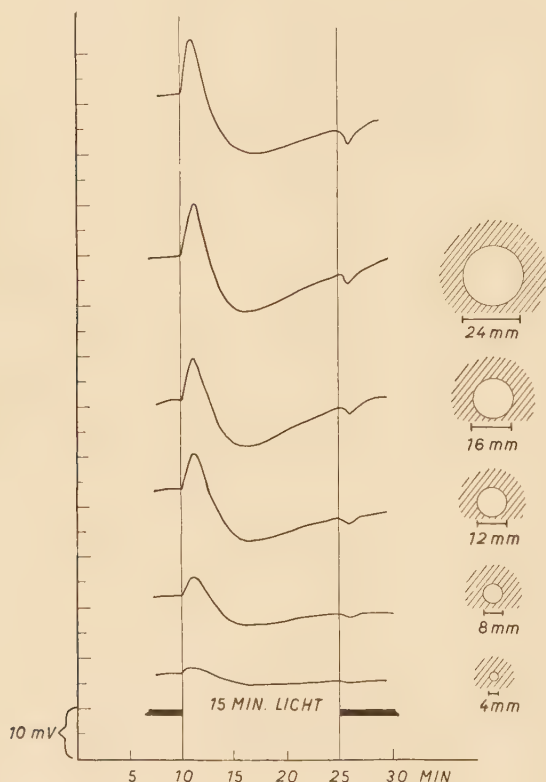
Auch an demselben Blatte gemessen, sind die Kurven etwas verschieden, je nach der Elektrodenansatzstelle. Im allgemeinen gilt, daß die Ausschläge, wenn die Elektrode in der Nähe des Blattrandes anliegt, größer sind, als wenn die Elektrode in der Blattmitte oder gar am Blattgrunde angelegt wird.

b) Einfluß der Größe der belichteten Blattfläche

Nachdem aus dem vorigen Abschnitte deutlich geworden ist, daß die gemessenen elektrischen Potentialunterschiede ihren Ursprung wirk-

lich im Blatte haben, soll hier untersucht werden, wie groß die belichtete Blattoberfläche sein muß, damit die Reaktion ihren normalen Verlauf nimmt.

In Figur 7 ist eine Versuchsreihe gezeigt, bei welcher die belichtete Blattfläche über der Elektrode ständig verkleinert wurde. Auf die Blattoberfläche wurden Stücke von schwarzem Papier gelegt, in welche die Kreisflächen mit den Durchmessern 24, 16, 12, 8 und 4 mm eingeschnitten waren. Die belichtete Blattfläche beträgt so bei der nächsten Kurve



Figur 7

Spannungsverlauf bei Belichtung verschieden großer Blattflächen. Die oberste Kurve ist aufgenommen bei Belichtung der ganzen Blattfläche, bei den folgenden ist eine Kreisfläche mit dem angegebenen Durchmesser dem Lichte offengelassen. 850 Lux, 21° C

immer ungefähr die Hälfte der vorherigen, bei der letzten noch ein Viertel der zweitletzten. Die oberste Kurve zeigt den Verlauf der elektrischen Potentiale, wenn die ganze Blattfläche dem Lichte ausgesetzt wird.

Es wird ersichtlich, daß die beiden obersten Kurven bis auf kleine Details gleichartig verlaufen. Wird die belichtete Fläche jedoch weiter verkleinert, so nimmt die Größe der Ausschläge sowohl nach aufwärts wie nach abwärts ständig ab. Hier bleibt aber die Zeit, in welcher der

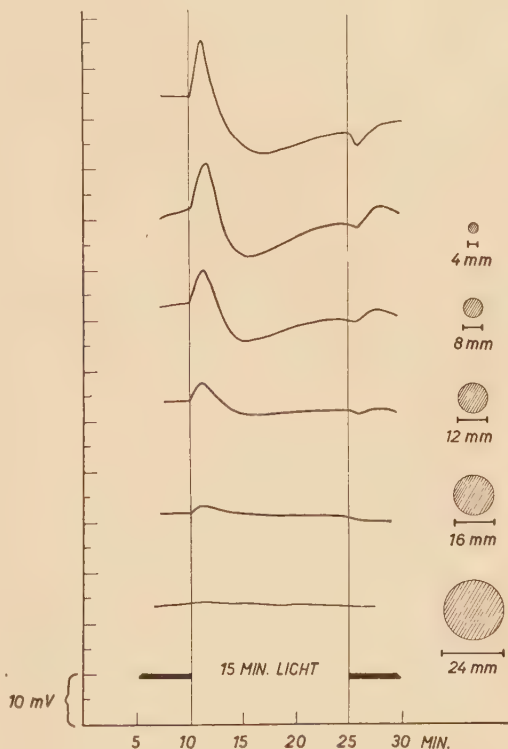
maximale Ausschlag erreicht wird, durch alle Kurven hin dieselbe und nimmt nicht zu mit abnehmender Ausschlagsgröße, wie dies durch Verringerung der Lichtintensität bewirkt wird (vgl. Figur 5).

Figur 8 zeigt eine Versuchsreihe, bei welcher nicht belichtete Kreisflächen freigelassen wurden, sondern umgekehrt genau über der Elektrodenabgriffstelle Kreisflächen verschiedener Größe dunkel gehalten werden. Wiederum zeigt die oberste Kurve den Spannungsverlauf bei völlig freier Blattoberfläche. Dann folgen Kurven, bei deren Aufnahmen

Figur 8

Verlauf der elektrischen Spannung, wenn verschieden große Flächenstücke dunkel gehalten werden. Bei der Aufnahme der obersten Kurve wurde die ganze Fläche der Blattoberseite belichtet, bei den folgenden verdeckte ein Stück schwarzes Papier vom angegebenen Durchmesser die Blattoberfläche über der Elektrode.

850 Lux, 21° C



über der Elektrodenabgriffstelle Kreisflächen mit 4, 8, 12, 16 und 24 mm Durchmesser abgedeckt gehalten wurden.

Aus Figur 7 läßt sich ersehen, daß, wenn eine Kreisfläche von 24 mm Durchmesser belichtet wird, die Reaktion noch gleich verläuft wie bei völlig offenem Blatte. Daraus ist zu schließen, daß die registrierte Spannung allein in dieser Blattoberfläche von 24 mm Durchmesser entsteht. Wird nun in diesem Versuche diese wirksame Fläche dunkel gehalten und nur die restliche Blattoberfläche belichtet, so sollte keine elektrische Reaktion auf Belichtung hin auftreten. Die unterste Kurve in Figur 8 beweist diesen Sachverhalt.

Auf eine zahlenmäßige Auswertung der Kurven im Verhältnis zur Größe der belichteten Blattoberfläche soll hier nicht eingegangen werden. Es soll mit diesen Kurvenbildern vor allem gezeigt sein, daß das «Einzugsgebiet» gleichsam dieser elektrischen Erscheinungen eine bestimmte, begrenzbare Blattfläche ausmacht. Es mag weiterhin daraus hervorgehen, daß zur Reaktion nicht die ganze Blattfläche gebraucht wird, sondern nur eine Fläche von 2—4 cm Durchmesser. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß zum Reaktionsablauf die ganze benötigte Fläche in gleicher Art beiträgt, daß also nicht etwa bevorzugte Stellen aufzufinden sind, ohne deren Belichtung überhaupt keine Spannungsänderungen zu verzeichnen wären. Es ist wohl so, daß die Stelle direkt über der Elektrode am stärksten wirksam ist, doch wird die Reaktion auch ausgelöst, wenn diese mit schwarzem Papier von 8—12 mm Durchmesser abgedeckt ist.

Dies heißt aber nicht, daß elektrische Potentialänderungen nur gerade auf der Blattfläche um die Elektrode entstünden. Selbstverständlich gibt es an jeder Stelle der Blattoberfläche die elektrische Reaktion. Jedoch ist mit diesen Versuchen gezeigt, daß eine Elektrode nur den Spannungsverlauf eines sehr beschränkten Blatteiles aufzeichnet, daß gleichsam der Aktionsradius dieser Elektrode recht klein ist. Dies hängt wohl mit dem hohen inneren Widerstande pflanzlicher Gewebe zusammen.

3. Zeitliche Beeinflussung des photoelektrischen Effektes

Nachdem bisher gezeigt worden ist, daß dieser photoelektrische Effekt an einer eng begrenzbaren Stelle der Blattoberfläche entsteht, daß, wenn diese dunkel gehalten wird, keine Reaktion erfolgt, selbst wenn die ganze übrige Pflanze belichtet wird, soll jetzt dargestellt werden, in welcher Art *zeitliche Veränderungen* der Versuchsbedingungen auf die gemessenen elektrischen Erscheinungen einzuwirken vermögen.

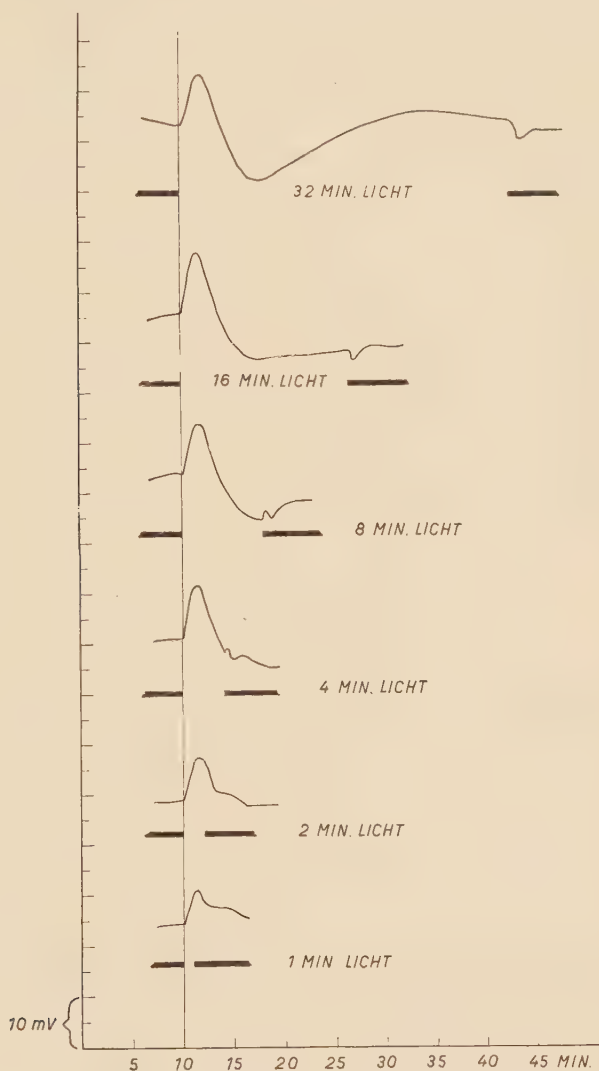
Wiederum sind verschiedene Abhängigkeiten geprüft worden: Das Nächstliegende war die Veränderung der Belichtungsdauer, dann wurde die Länge der dazwischenliegenden Dunkelperioden variiert. Daraus ergab sich die Notwendigkeit, einen Tagesgang zu berücksichtigen, und schließlich wurden Versuche angestellt, bei denen nicht plötzlich Licht gegeben wurde, sondern bei welchen die Intensität langsam und kontinuierlich von 0 bis 850 Lux gesteigert wurde.

a) Einfluß der Belichtungsdauer

In Figur 9 sind die Kurven einer Versuchsreihe dargestellt, bei welcher die Dauer der Belichtung variiert wurde. Nach jeweils 15 Minuten Dunkelpause wurde erst während 32 Minuten Licht gegeben, dann während 16, 8, 4, 2 und 1 Minute. Es wird offensichtlich, daß, von klei-

nen, gewissermaßen individuellen Abweichungen abgesehen, die Kurven nur insofern voneinander verschieden sind, als die unteren früher abbrechen als diejenigen, bei welchen das Blatt länger Licht erhalten hatte.

Figur 9
Spannungsverlauf bei verschieden langer Belichtungsdauer. 850 Lux, 21° C



Tatsächlich zeigt sich, daß hier nicht eine Abhängigkeit vorliegt, wie sie vom Photoperiodismus oder Phototropismus bekannt ist. Durch längere Belichtung wird die Reaktion weder stärker noch sonst verändert. Der Ablauf der Spannungsänderungen dauert in jedem Falle zwischen 15 und

30 Minuten — diese Zeit ändert etwas mit der gegebenen Lichtintensität —, nachher bleibt das elektrische Potential wiederum konstant. Erlischt das Licht, bevor dieser konstante Wert erreicht ist, so bricht der normale Kurvenverlauf an dieser Stelle ab, wobei, wie aus Figur 9 ersichtlich ist, dann auch die Reaktion auf Ablöschen hin je nach der Unterbruchsstelle im Kurvenverlauf recht verschieden aussieht.

Aus der Betrachtung dieses Sachverhaltes kann etwa folgendes Bild über die untersuchte Reaktion gewonnen werden: Durch die plötzliche Belichtung wird wohl in irgendeiner Weise das elektrische Gleichgewicht des Blattgewebes gestört, sei es durch Veränderung der Oxydo-Reduktionspotentiale, sei es durch Variieren der Membranpermeabilitäten. Es ist nun eine gewisse Zeit notwendig, bis ein neues Gleichgewicht unter den neuen Bedingungen des Lichtes sich eingestellt hat. Dieses Einstellen des neuen Gleichgewichtes ist die immer wieder beobachtete elektrische Reaktion. Wird nun das gegebene Licht ausgelöscht, bevor das neue elektrische Gleichgewicht sich eingestellt hat, so muß durch den erneuten Wechsel der nächsten Situation Rechnung getragen werden; der angefangene Kurvenverlauf bricht ab, und das Blatt stellt sich auf das Gleichgewichtspotential im Dunkeln um. Es scheint, daß dieses erneute Umstellen auf das Dunkelpotential anders verläuft, je nachdem, wie weit die Angewöhnungsreaktion auf das Licht hin schon fortgeschritten war.

b) Abhängigkeit von der Dauer der Dunkelpausen

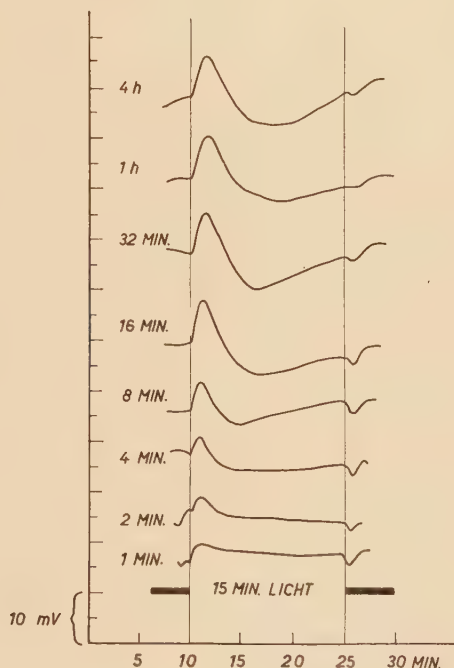
Haben wir im vorherigen Abschnitte gesehen, daß die Belichtungsdauer keinen Einfluß auf die Reaktion direkt ausübt, so zeigt nun Figur 10, daß die Länge der Dunkelpausen vor der gemessenen Belichtung sehr deutlich das Kurvenbild zu beeinflussen vermag. Die Kurven sind so aufgenommen, daß immer bei 850 Lux während 15 Minuten Licht gegeben wurde. Vorher waren Dunkelpausen von 4 Stunden, 1 Stunde, 32, 16, 8, 4, 2 und 1 Minute. Vor diesen Dunkelpausen wurde das Blatt jeweils gerade 15 Minuten belichtet, so daß die Messungen in der kürzest möglichen Zeit hintereinander durchgeführt werden konnten.

Schon bei den oberen vier Kurven zeigen sich Unterschiede im Verlaufe, obgleich die Höhe des ersten Ausschlages durchwegs gleich groß ist. Besonders deutlich wird der Einfluß der vorangegangenen Dunkelpause, wenn diese nur von kurzer Dauer ist. Hier nimmt auch die Größe des ersten Ausschlages ab. Ist die Dunkelpause kürzer als 4 Minuten, so beginnt die Reaktion nicht mehr mit direktem Ansteigen des Potentials, sondern erst sinkt das Potential um 1—2 mV, um dann erst anzusteigen. Deutliche kleine «Häkchen» können registriert werden, dies auch wieder regelmäßig, wenn nach so kurzer Dunkelpause erneut belichtet wird. Wesentliche Veränderungen durch alle Kurven dieser Figur hin erleidet vor allem der Ausschlag nach abwärts.

Diese Resultate legen nahe, daß nicht nur Einflüsse, die direkt während der Messung sich geltend machen, wie Lichtintensität oder die Größe der belichteten Blattfläche, die elektrische Reaktion verändern, sondern daß auch der Messung *vorangehende Ereignisse* auf die Potentialänderungen einwirken.

Wenn die Dunkelzeit unter 16 Minuten verkürzt wird, verläuft die Reaktion nicht nur andersartig, sondern ist gleichsam verhindert oder vermag nicht vollständig abzulaufen. Dies legt wiederum die schon vorher vorgeschlagene Schlußfolgerung nahe, daß sowohl auf plötzliche

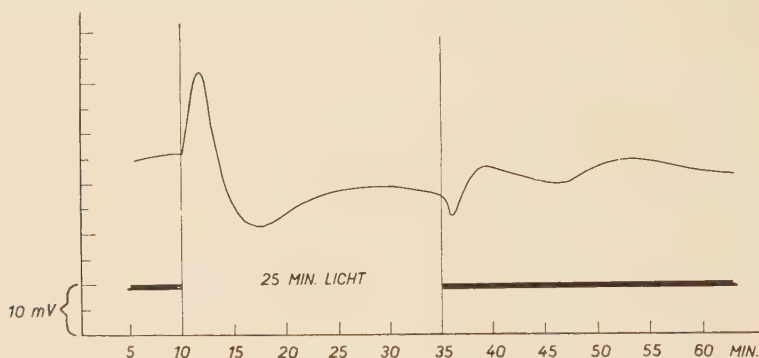
Figur 10
Spannungsverlauf nach Dunkel-
pausen von verschiedener Dauer.
850 Lux, 21° C



Belichtung hin wie nun auch auf plötzlichen Eintritt der Dunkelheit vom Blatte der Pflanze ein neuer elektrischer Gleichgewichtszustand gesucht werden muß. Dieses Einstellen des neuen Gleichgewichtes benötigt aber eine gewisse Zeit. Wir haben gesehen, daß nach Belichtung etwa in 15—30 Minuten ein konstantes Potential eingenommen wird, eine ähnliche Zeitspanne ist notwendig, damit das elektrische Gleichgewicht nach plötzlicher Dunkelheit wieder gefunden werden kann. Figur 11 bestätigt diese Vermutung. Es ist demzufolge nicht verwunderlich, daß die Reaktion auf Licht hin anders verläuft, wenn das Blatt gleichsam noch auf dem Wege ist, sich an die Dunkelheit zu gewöhnen, als im Normalfalle, wenn das Dunkelpotential schon erreicht worden ist.

Dies erklärt jedoch nicht, weshalb die Reaktion auch etwas anders verläuft, wenn die Dunkelpausen länger als 16—32 Minuten dauern.

Darauf kann nur gesagt sein, daß die Formulierung: «das Blatt stellt sich auf ein neues elektrisches Gleichgewicht ein», einer recht vagen Formulierung gleichkommt. Was in Wirklichkeit vor sich geht, wie viele und wie gearbete Prozesse hier ablaufen und das elektrische Potential beeinflussen, kann, wie schon früher ausgeführt, aus dem gemessenen elektrischen Potentialverlauf direkt niemals entnommen werden. Aufschlüsse darüber können erst gewonnen werden, sofern es gelingt, gewisse einzelne Reaktionen zu trennen und einzeln ablaufen zu lassen. Ansätze zu solchen Versuchen werden im übernächsten Abschnitte beschrieben werden.



Figur 11

Verlauf der elektrischen Spannung bei plötzlicher Belichtung und bei plötzlichem Auslöschen des Lichtes. 850 Lux, 20° C

Daß mit Versuchen über die Länge der Dunkelpausen der Einfluß der Vorbehandlung nicht erschöpft ist, wird im anschließenden Abschnitte gezeigt.

c) Tagesgang

Im vorigen Abschnitte wurde gezeigt, daß es, um gleichartige Kurvenbilder zu erhalten, notwendig ist, nicht nur Einflüsse während der Messung unter Kontrolle zu halten, sondern daß es ebenso wichtig ist, gleichartige Bedingungen unmittelbar vor der Messung einzuschalten.

Um dieser Forderung Genüge zu tun, beobachtete ich bei allen Messungen einen strengen Rhythmus, meist indem nach 15 Minuten Dunkelheit während 15 Minuten belichtet wurde, dann wieder 15 Minuten dunkel und so fort. Es wurde jedoch deutlich, daß auch unter derartigen Bedingungen die Kurven nicht genau gleich verliefen.

Es sei noch einmal daran erinnert, daß die Versuchspflanze folgendermaßen gehalten wurde: Untertags von 8 Uhr bis 20 Uhr wurde ge-

messen, das Blatt also alle 30 Minuten für die Dauer von einer Viertelstunde belichtet. Während der Nacht von 20 Uhr bis morgens 8 Uhr wurde die Pflanze durchgehend belichtet, jedoch mit nicht sehr starker Intensität (1200 Lux).

Es würde zuviel Raum einnehmen, wollte ich einen ganzen Tagesverlauf in Kurven darstellen. Um jedoch den Verlauf der Änderungen am Kurvenbild während des ganzen Tages wiederzugeben, weiche ich hier von den früher aufgeführten Grundsätzen noch einmal ab und versuche in Zahlen auszudrücken, was eigentlich nur mit ganzen Kurven dargestellt werden dürfte. Da die deutlichste Veränderung auch hier immer wieder im Ausschlage nach aufwärts zu erkennen ist, sind in Tabelle 1 die ausgemessenen Zahlenwerte dieser Ausschläge nach aufwärts in Millivolt zusammengestellt.

Noch einmal sei aber ausdrücklich darauf hingewiesen, daß mit diesen Zahlen nicht gesagt sein will, der erste Ausschlag nach 12 Stunden Licht betrage bei einer Belichtung von 850 Lux immer 16 mV. Wie schon gesagt, hängt das noch von manchen anderen, zum Teil noch nicht erforschten Umständen ab. Hier ist lediglich ein Beispiel eines Blattes dargestellt, um daran zu zeigen, wie etwa der Tagesverlauf sich ausprägt. Wiederum ist die Art des Verlaufes — das ständige Abnehmen der Ausschläge bis gegen Abend — typisch und reproduzierbar, wenn auch die Ausschlagsgrößen differieren können.

Tabelle 1 zeigt deutlich, daß nach 12 Stunden Licht nach den ersten 15 Minuten dunkel bei Belichtung ein großer Ausschlag von 16 mV registriert wird. Im Laufe des Tages nimmt die Größe dieses Ausschlages immer mehr ab, bis am Abend nur noch ein Ausschlag von 8 mV gemessen werden kann. Schwankungen der Werte von ± 1 mV sind normal.

Es könnte naheliegen, zu vermuten, daß durch den stundenlang fortgesetzten Wechsel von Hell zu Dunkel eine Ermüdungserscheinung irgendwelcher Art hervorgerufen wird.

Ein Versuch, der gerade anschließend an die Messung dieses Tagesganges vorgenommen wurde, zeigt aber eine andere, wahrscheinlichere Deutungsmöglichkeit. Es wurde nämlich während der Nacht nicht wie üblich 12 Stunden Licht gegeben, sondern die Pflanze wurde während 12 Stunden in Dunkelheit belassen. Am nächsten Tage wurde in gleicher Weise während 12 Stunden abwechselnd 15 Minuten dunkel und 15 Minuten Licht gegeben. Im zweiten Teile der Tabelle 1 sind wiederum die gemessenen Ausschlagswerte in mV zusammengestellt.

Aus dem Vergleich der beiden Tage in Tabelle 1 läßt sich folgendes sagen: Nach einer 12stündigen Belichtung sind die Ausschläge zunächst hoch, nehmen rasch ab und behalten nach dem 7. Ausschlag einen über mehrere Stunden konstanten Wert bei; gegen Abend nimmt die Ausschlagsgröße noch einmal ab. Ganz anders, wenn die Messungen auf eine

Dunkelperiode von 12 Stunden folgen: Nach derart langer Pause sind die Ausschläge zunächst klein, werden aber rasch größer, und schon vom 6. Ausschlage an wird die Größe bis am Abend ununterbrochen beibehalten. Die Werte schwanken nur noch zwischen 7 und 8 mV. Hier ist also keinerlei Ermüdung festzustellen, obgleich die Versuchsanordnung völlig gleich gehalten war.

Tabelle 1

Tagesgang bei rhythmischer Belichtung (15 Min. Licht, 15 Min. Dunkelheit). Ausschlagsgröße nach aufwärts in mV nach 12stündiger Belichtung sowie nach 12stündiger Dunkelheit. 850 Lux, 21° C

Vorbehandlung	Tageszeit											
	8—9 Uhr		9—10 Uhr		10—11 Uhr		11—12 Uhr		12—13 Uhr		13—14 Uhr	
12 Stunden Licht	16	15	15	14	12,5	11,5	10	10	10,5	10	10	10
	Tageszeit											
	14—15 Uhr		15—16 Uhr		16—17 Uhr		17—18 Uhr		18—19 Uhr		19—20 Uhr	
	10	10	11	10	10,5	9	9,5	9	9	8	8	8
Vorbehandlung	Tageszeit											
	8—9 Uhr		9—10 Uhr		10—11 Uhr		11—12 Uhr		12—13 Uhr		13—14 Uhr	
12 Stunden Dunkelheit . . .	2,5	6,5	6	6,5	6,5	7	7	7,5	8	8	7,5	7,5
	Tageszeit											
	14—15 Uhr		15—16 Uhr		16—17 Uhr		17—18 Uhr		18—19 Uhr		19—20 Uhr	
	7,5	8	7	7,5	7	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5	7

Es darf daraus wohl geschlossen werden, daß eine ununterbrochene Belichtung von 12 Stunden den photoelektrischen Effekt auf viele Stunden hinaus zu beeinflussen vermag, ebenso eine ununterbrochene Dunkelheit von 12 Stunden. Im normalen Lebenszyklus der Pflanze mit dem Wechsel von Tag und Nacht sind somit von Stunde zu Stunde wechselnde Voraussetzungen für den Ablauf dieser elektrischen Reaktion zu erwarten.

Ob dieser Wechsel der Disposition an das Vorhandensein oder Fehlen eines Stoffes gebunden ist, in der Art zum Beispiel, daß bei Licht ein Stoff gebildet würde, der die Reaktion und damit den Kurvenverlauf in dieser Richtung zu fördern vermöchte, während nach langer Dunkelheit dieser Wirkstoff in viel geringerer Menge vorhanden wäre, dies ist hier nicht mehr untersucht worden.

Festzuhalten bleibt vor allem, daß dadurch gerechtfertigt wird, keine zahlenmäßigen Auswertungen zu versuchen. Es müßte eigentlich zu jeder Kurve beigefügt werden, zu welcher Tageszeit sie aufgenommen worden ist und ob vorher irgendwann einmal Licht gegeben wurde.

Da jedoch in Tabelle 1 nach 12 Stunden Licht die Ausschläge vom 7. bis etwa zum 17. ungefähr gleich bleiben, habe ich jeweils meine Meßreihen in dieses Intervall zu legen versucht, wobei natürlich kleine Unregelmäßigkeiten mit in Kauf genommen wurden.

Schließlich mag noch eine weitere Bemerkung angefügt werden: Wenn eine 12 Stunden dauernde Belichtung einen derartigen Einfluß auf die nächsten Messungen auszuüben vermag, so ist wohl zu erwarten, daß auch eine kürzere Belichtung irgendwie, wenn auch vielleicht nur in sehr geringem Maße, die nächsten Messungen verändert. Dies ist tatsächlich der Fall. So sind zum Beispiel die in Figur 9 dargestellten Kurven mit derartigem Fehler behaftet. Sie wurden aufgenommen mit Dunkelpausen von 15 Minuten und verschiedener Belichtungsdauer. Es ist also jede folgende Kurve unter anderen Voraussetzungen bezüglich der Vorbehandlung aufgenommen worden. Und bei genauem Beobachten entgehen einem Verschiedenheiten der einzelnen Kurvenbilder nicht. Bei all den anderen Kurvenserien ist jedoch eine Einwirkung durch Verschiedenheiten der unmittelbaren Vorbehandlung vermieden worden.

d) Versuche mit kontinuierlicher Steigerung der Lichtintensität

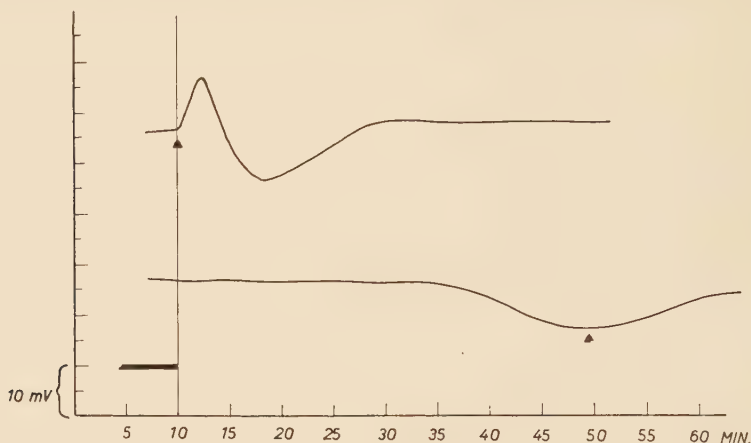
Es ist leicht einzusehen, daß auf den plötzlichen Wechsel eines so stark einwirkenden Umweltszustandes hin, wie es Licht und Dunkelheit für ein assimilierendes Blatt bedeuten, auch im Blatte selbst wesentliche Veränderungen vor sich gehen müssen. Leider ist noch sehr wenig über das Wesen dieser ersten Reaktionen nach plötzlicher Belichtung bekannt. Ob es nun Permeabilitätsänderungen sind, ob Verschiebungen von Oxydo-Reduktionsgleichgewichten dabei vorkommen, erfahrungsgemäß sind viele chemische und biologische Reaktionen unumgänglich mit Änderungen von elektrischen Potentialen verbunden. So dürfen die gezeigten Kurven wohl als ein summierender Ausdruck all dieser von elektrischen Spannungen begleiteten Vorgänge betrachtet werden.

Begreiflicherweise wären Versuche von ganz besonderem Interesse, die erlauben würden, nur einige wenige der zu vermutenden Vielzahl von Reaktionen zur Auslösung zu bringen. Ja es könnte schon weiterführen, wenn durch Umweltsveränderungen ein Teil derjenigen Reaktionen, die vor allem den elektrischen Spannungsverlauf oder gewisse Ausschläge bewirken, verhindert werden könnten. So wären zunächst Versuchsanordnungen zu finden, die den Kurvenverlauf wesentlich zu verändern vermögen.

Bei den bisherigen Untersuchungen ist aber der Spannungsverlauf in großen Zügen derselbe geblieben, nur die Intensität der Reaktionen schien zu wechseln.

Die Feststellung, daß zur Hauptsache der plötzliche Wechsel von Dunkel zu Hell viel mehr als die andauernde Wirkung des Lichtes diese Reaktion hervorruft, legte Versuche nahe, die es gerade vermieden, diesen plötzlichen Wechsel zu bieten. So wurde die Versuchsanordnung zwar völlig gleich belassen, jedoch statt plötzlich Licht einzuschalten, wurde über einen Schiebewiderstand von 600 Ohm in Potentiometer-schaltung der Glühbirne langsam immer höhere Spannung gegeben.

Es zeigte sich, daß durch Variieren der Zeitdauer, welche bis zum



Figur 12

Spannungsverlauf bei plötzlicher Belichtung (obere Kurve) und bei langsamer Steigerung der Lichtintensität (untere Kurve).

▲ Zeitpunkt, zu welchem die volle Lichtintensität von 850 Lux einwirkte. 20° C

Erreichen der vollen Lichtintensität (850 Lux) benötigt wurde, praktisch beliebige Kurvenformen hervorgezaubert werden konnten.

Ein Beispiel ist in Figur 12 dargestellt: Die obere Kurve zeigt einen normalen Spannungsverlauf nach plötzlicher Belichtung. Bei der unteren Kurve wurde die Intensität des Lichtes langsam gesteigert, so daß 850 Lux nach 40 Minuten erreicht waren. Die Markierung an den Kurven besagt, in welchem Zeitpunkt volle Lichtintensität einwirkte.

Die zuerst auffallende Tatsache ist, daß der Ausschlag nach aufwärts bei der Kurve mit langsamer Intensitätssteigerung völlig fehlt. In der Tat haben viele Versuche immer wieder bewiesen, daß dieser Ausschlag nach aufwärts zuverlässig hervorgerufen wird, wenn eine *rasche Steigerung der Lichtintensität* vorgenommen wurde. Es ist dabei gleichgültig, ob die

Steigerung beispielsweise von 0 auf 300 Lux vorgenommen wird oder von 300 auf 600 Lux — Unterschiede in der Ausschlagsgröße natürlich vorbehalten. Je nach der Geschwindigkeit, mit welcher diese Steigerung vor sich geht, erreicht die Ausschlagsgröße einen höheren oder niedrigeren Wert.

Wenn schon der Ausschlag nach aufwärts hier vollständig verhindert wird, so bleibt dennoch der Ausschlag nach abwärts, und es ist auch mit sehr langsamer Steigerung der Lichtintensität nicht möglich, ihn zu verhindern.

Aus diesem Abschnitte bleibt festzuhalten, daß mehrere verschiedene Reaktionen an dem Verlaufe dieser elektrischen Potentialänderungen beteiligt sind, ist doch gezeigt worden, daß die Ausschläge nach aufwärts nur auftreten, wenn eine rasche Zunahme der Lichtintensität erfolgt ist, während die Ausschläge nach abwärts in jedem Falle erscheinen, wenn irgendwie Licht auf das Blatt fällt.

4. Einflüsse äußerer Faktoren

In den bisherigen Kapiteln ist erläutert worden, wie sich der Spannungsverlauf auf Belichtung hin unter verschiedenen Versuchsanordnungen verändert. Hier soll nun noch kurz gezeigt werden, daß auch Veränderungen in den übrigen Umweltsbedingungen auf diese gemessenen Reaktionen einen Einfluß ausüben. So wurde die elektrische Reaktion auf Licht hin gemessen bei verschiedener Luftfeuchtigkeit, bei verschiedenen Temperaturen und schließlich, nur in sehr groben Zügen, bei Luft von wechselndem CO_2 -Gehalt.

a) Luftfeuchtigkeit

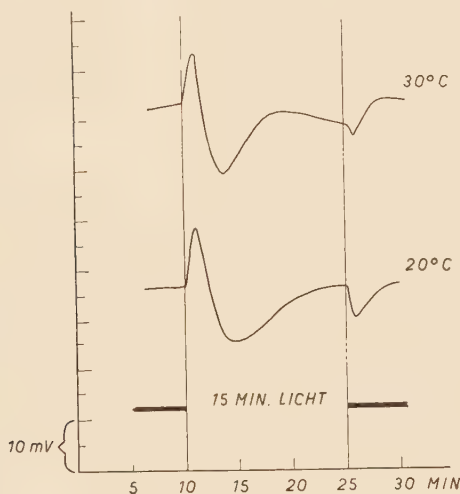
Bei einer Temperatur von 23°C wurden Versuche angestellt, bei welchen die relative Luftfeuchtigkeit von 40 % auf 68 % gesteigert und durch Ventilation nachher wieder auf 40 % gesenkt wurde. Während dieser Zeit wurde die Pflanze periodisch 15 Minuten belichtet und 15 Minuten dunkel gelassen. Trotz mehrmaliger Versuche und großer Sorgfalt in der Auswertung konnten keinerlei wesentliche Unterschiede im Verlaufe der einzelnen Kurven gefunden werden. Die Reaktion verlief völlig gleichartig im Bereiche dieser relativen Luftfeuchtigkeiten von 40–68 %. Die Luftfeuchtigkeit selber wurde mit einem Aspirations-Psychrometer nach *Assmann* bestimmt.

b) Temperatur

Die Abhängigkeit des photoelektrischen Effektes von der Temperatur führt wiederum deutlich vor Augen, daß es zu wenig umfassend ist, wenn diese elektrische Reaktion allein durch die Höhe der Ausschläge charakterisiert wird. In Figur 13 sind zwei Kurven dargestellt, die beide

unter den nämlichen Bedingungen aufgenommen wurden, nur daß bei der Aufnahme der einen die Temperatur 20°C , bei der anderen jedoch 30°C betrug.

Wohl unterscheiden sich die Ausschläge nach aufwärts etwas, und zwar regelmäßig derart, daß bei niedrigeren Temperaturen der Ausschlag etwas größer ist als bei höheren. Viel offensichtlicher ist jedoch der Unterschied im Kurvenverlauf nach den ersten 5 Minuten der Belichtung: Bei 20°C strebt die Kurve nach dem unteren Umkehrpunkt langsam steigend dem konstanten Werte zu, während bei 30°C die Kurve viel rascher ansteigt, noch einmal einen Umkehrpunkt durchläuft, um schließlich sinkend langsam den konstanten Wert anzunehmen. Es darf



Figur 13
Spannungsverlauf nach plötzlicher Belichtung bei 20°C und 30°C , 1200 Lux

wohl hier noch einmal beigefügt werden, daß diese beschriebenen Merkmale nicht einmalig sind und nur zufällig bei diesen beiden Kurven beobachtet wurden, sondern daß sie in vielen Versuchen ausnahmslos aufgetreten sind.

Zur Klärung des photoelektrischen Effektes kann hieraus nichts Wesentliches entnommen werden. Vielmehr wird lediglich auf neue Art deutlich, daß bestimmt mehrere verschiedenartige Reaktionen zur Änderung der elektrischen Potentiale im Blatte beitragen.

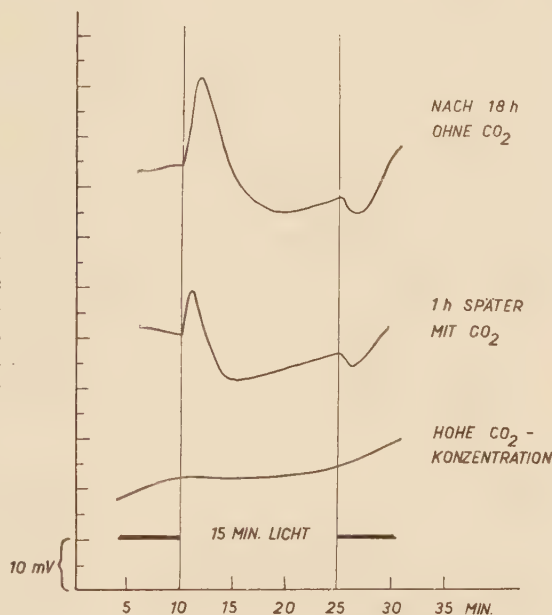
c) Einfluß des CO_2 -Gehaltes der Außenluft

Nur in großen Zügen sei der Einfluß von CO_2 auf die gemessenen elektrischen Potentialänderungen skizziert. In Figur 14 sind drei Kurven dargestellt, welche den Verlauf der photoelektrischen Reaktion unter extremen Bedingungen aufzeigen. Die obere Kurve wurde aufgenommen,

nachdem während 18 Stunden Luft ohne CO_2 durch eine abgeschlossene Kammer mit einem Pelargoniumblatte geströmt war. Auch während der Messung strömte noch Luft ohne CO_2 durch die Versuchskammer. Gerade nach dieser Messung wurde normale Luft durchgeblasen und nach Verlauf von einer Stunde erneut die photoelektrische Reaktion gemessen (mittlere Kurve). Der Unterschied liegt vor allem in der Größe des ersten Ausschlages nach aufwärts.

Die untere Kurve ist aufgenommen worden, nachdem eine Viertelstunde vor der Messung während 2 Minuten ein Strom von reinem CO_2

Figur 14
Spannungsverlauf in Abhängigkeit von der CO_2 -Konzentration der Außenluft. Verlauf ohne CO_2 (oberste Kurve), bei normaler CO_2 -Konzentration (mittlere Kurve) und bei sehr hoher CO_2 -Konzentration (unterste Kurve).
850 Lux, 20°C



durch die Kammer geblasen worden ist, also bei Luft mit sehr hohem CO_2 -Gehalt (schätzungsweise 80—90 %). Offensichtlich fehlen hier jegliche Ausschläge,

Ganz allgemein zeigen sich die elektrischen Potentiale am Blatte sehr empfindlich gegen Schwankungen des CO_2 -Gehaltes der Luft. Wird direkt CO_2 oder auch nur Atemluft auf das Blatt geblasen, so ist sofort, auch im Dunkeln, eine starke elektrische Reaktion zu registrieren.

Wegen dieser Empfindlichkeit ist es sehr schwierig, irgendwelche Schlüsse aus den Reaktionsabarten des Blattes unter wechselnden CO_2 -Verhältnissen zu ziehen. Es müßte eigentlich zuerst der Einfluß von CO_2 ohne Licht verbindlich abgeklärt werden, und es wäre dazu eine genaue CO_2 -Bestimmungsmethode in strömender Luft unerlässlich.

Solche Untersuchungen gingen über den Rahmen dieser Arbeit hinaus, und es soll deswegen hier nur festgestellt werden, daß durch die CO_2 -Konzentration der Außenluft ein nicht zu vernachlässigender Einfluß auf all die gemessenen Reaktionen ausgeübt wird. Es mag dieser Einfluß vielleicht verantwortlich sein für die geringen, noch unverständlichen Veränderungen, welche die Kurven auch unter vermeintlich völlig gleichen Versuchsbedingungen erfuhren.

Jedoch muß gesagt sein, daß gerade durch parallele Messungen des Gaswechsels, vor allem der CO_2 -Aufnahme, und der elektrischen Spannungsänderungen im Blatte möglicherweise sehr wesentliche Erkenntnisse gewonnen werden könnten, die uns dem Verständnis der Vorgänge, welche den gemessenen elektrischen Erscheinungen zugrunde liegen, näherbringen würden.

Diskussion

Hier soll nun im Versuche, kurz drei Fragen zu beantworten, das Resultat der beschriebenen Messungen zusammengefaßt werden und schließlich im Ausblick nach zwei Richtungen hin untersucht werden, wie weit eine Deutung dieser Ergebnisse schon gewagt werden darf.

1. Was wird mit diesen Messungen erfaßt?
2. Welche Abhängigkeiten und Gesetzmäßigkeiten können aufgezeigt werden?
3. In welchem Maße sind die beschriebenen Resultate reproduzierbar?

Auf die *erste* Frage kann aus dem Ganzen der gezeigten Messungen keine umfassende Antwort gegeben werden. Es werden Änderungen elektrischer Potentiale, welche bei Belichtung von assimilierenden Blättern auftreten, registriert. Wohl sind auch Abhängigkeiten von verschiedenen Versuchsbedingungen aufgezeigt worden; dennoch ist es nicht möglich, daraus eindeutig abzuleiten, welcherart die Vorgänge sind, die derartige Potentialänderungen bewirken. Es hat sich lediglich gezeigt, daß bestimmt verschiedene Reaktionen Beiträge zu diesen elektrischen Effekten liefern. Da sich die Anteile der einzelnen Vorgänge zu einer Summenkurve überlagern, kann aus eben dieser registrierten Summenkurve nicht mehr auf den Umfang und den Verlauf der einzelnen Reaktionen geschlossen werden.

Wenn nun auch durch die vorliegenden Untersuchungen nicht geklärt worden ist, welche Vorgänge im einzelnen diesen Kurven zugrunde liegen, so kann dennoch aus den Resultaten eine recht eingehende Beschreibung des gezeigten Effektes entnommen werden, und es kann schließlich aus der Betrachtung der einzelnen Abhängigkeiten wenigstens eine Richtung festgelegt werden, in welcher eine umfassende Deutung etwa gesucht werden müßte.

Auf die *zweite* Frage, nach den Abhängigkeiten und Gesetzmäßigkeiten, ist in dieser Arbeit vorwiegend Gewicht gelegt worden. Wenn auch keine zahlenmäßigen Gesetze vorgezeigt wurden, so ist durch die Darstellung ganzer Kurvenserien, welche unter wechselnden Versuchsbedingungen aufgenommen worden sind, dennoch versucht worden, möglichst viele verschiedene Abhängigkeiten aufzuzeigen.

Ganz kurz zusammengefaßt ergibt sich etwa folgendes Bild: Der Spannungsverlauf auf Belichtung hin wird durch manche Änderungen in der Versuchsanordnung beeinflusst. Wir können drei Gruppen von Veränderungen festhalten: solche, die keinerlei Einfluß auf den Kurvenverlauf haben, dann Gegebenheiten, die in großen Zügen den Kurvenverlauf gleichartig ablaufen lassen, sich jedoch derart auswirken, daß hauptsächlich die Intensität der Ausschläge nach aufwärts und abwärts verändert wird, und schließlich Umweltsänderungen, die eine vollständige Veränderung des gesamten Kurvenverlaufes zu bewirken vermögen.

Keine Abhängigkeit zeigt der photoelektrische Effekt von der Luftfeuchtigkeit und von der Belichtungsdauer, dies selbstverständlich mit der Einschränkung, daß der Effekt abbricht, wenn das Licht auslöscht. Die Kurve verläuft nur gleich während der Belichtung.

Eine Änderung des Kurvenverlaufes, die sich vorwiegend in der Intensität der Ausschläge äußert, kann durch mancherlei Versuchsanordnung bewirkt werden: durch Variieren der Lichtintensität, durch Veränderung der Elektrodenabgriffstellen, durch die Größe der belichteten Blattfläche, dann durch die Dauer der vorhergehenden Dunkelpause sowie durch die Tageszeit, also den Abstand von einer langdauernden Licht- oder Dunkelzeit.

Hinsichtlich möglicher Deutungen sind diejenigen Anordnungen besonders interessant, welche den Kurvenverlauf vollständig zu verändern vermögen. Dies kann geschehen durch hohe CO_2 -Konzentration in der Außenluft, ferner dadurch, daß nicht plötzlich Licht gegeben wird, sondern die Intensität langsam gesteigert wird, schließlich vermag auch eine Temperatursteigerung den Kurvenverlauf charakteristisch zu verändern.

Durch die gegebenen Kurvenbilder wird deutlich, daß die Veränderungen selten die Ausschlagsgröße allein betreffen, vielmehr ist meist der ganze Kurvenverlauf um wenig anders geworden. So kann leicht verstanden werden, daß hier keine zahlenmäßigen Gesetze ermittelt werden können, sondern daß sich die Beschreibung damit begnügen muß, lediglich Abhängigkeiten zu zeigen und näher zu erläutern.

Zur *dritten* Frage, nämlich nach der Reproduzierbarkeit der einzelnen Kurven, ist im Verlaufe der Arbeit wenig gesagt worden. Jedoch ergibt sich allein aus der Betrachtung der angeführten Resultate schon, daß es nicht ganz einfach sein wird, alle aufgezählten Faktoren, die einen Einfluß ausüben, konstant zu halten. Zu einer Reproduktion einer be-

stimmten Kurve müssen aber alle einwirkenden Umstände völlig gleich wieder hergestellt werden können. Da nun nicht nur kein Blatt genau dieselben Kurven ergibt wie ein anderes, sondern sogar am gleichen Blatte, an verschiedenen Stellen gemessen, nicht immer übereinstimmende Kurven resultieren, so wird die Schwierigkeit einer genauen Reproduktion genügend deutlich.

Damit soll jedoch nicht Wert und Ziel dieser Arbeit in Frage gestellt sein. Vielmehr sind die Unterschiede im Verlaufe der einzelnen Kurven, wenn sie in kurzen Zeitabständen voneinander aufgenommen sind, sehr gering, jedenfalls sehr viel geringer als Unterschiede, welche auftreten, bedingt durch Veränderungen äußerer Versuchsbedingungen. Deswegen ist es sehr wohl möglich, Versuchsreihen anzustellen. Die in dieser Arbeit dargestellten Versuchsserien sind durchwegs jeweils an einem einzigen Tage gemessen worden, so daß die einzelnen Kurven genügend nahe aufeinander folgen und die Resultate vergleichbar sind.

So ist bei diesen Messungen denn nicht vor allem darauf Wert gelegt worden, immer wieder genau sich deckende Kurven zu erhalten, sondern vielmehr darauf, daß immer wieder ganze Versuchsserien durchgeprüft worden sind. So zeigt sich, daß, zu sehr verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Blättern gemessen, die Abhängigkeiten, wie sie in dieser Arbeit gezeigt worden sind, als Abhängigkeiten jedesmal gleichartig sind, auch wenn die einzelnen Kurven der Reihen untereinander etwas verschieden sind.

Nachdem in der Betrachtung dieser drei Fragen versucht worden ist, das Resultat der vorliegenden Arbeit zu überblicken, soll abschließend gezeigt werden, in welcher Richtung hin sich Möglichkeiten von Deutungen eröffnen könnten.

Diese Frage soll hier von zwei verschiedenen Seiten angegangen werden: Zunächst soll in physikalisch-chemischer Richtung nach den Entstehungsmöglichkeiten elektrischer Spannungen in Pflanzen gesucht werden, und zum zweiten soll im Vergleich mit anderen Erscheinungen, die bei plötzlicher Belichtung eines Blattes auftreten, eine mögliche Interpretation erörtert werden.

Über die Entstehung elektrischer Potentiale in Pflanzen sind mancherlei Theorien verfochten worden, und es würde zu weit führen, alle Möglichkeiten hier zu erörtern. (Eine gute Zusammenstellung mit Literaturangaben findet sich in der Arbeit von T h o m a s , 1939.) In größtmöglicher Kürze seien die beiden wesentlichsten Theorien erörtert: Durch Messungen an einzelligen Algen haben O s t e r h o u t und seine Mitarbeiter festgestellt, daß elektrische Potentiale dadurch entstehen, daß die Plasmamembran für verschiedene Ionen verschieden gut durchlässig ist. So ist bei einzelligen Algen ständig ein elektrisches Potential zwischen der Vakuole und dem flüssigen Außenmedium, in welchem die Zelle

schwimmt, zu messen. Dieses Potential ist bedingt durch die verschiedenen Ionenkonzentrationen innerhalb und außerhalb der Zelle.

L u n d (1947) erklärt elektrische Potentiale und deren Schwankungen durch ein verschiebbares Gleichgewicht von Oxydations- und Reduktionsvorgängen, begleitet von Oxydo-Reduktionspotentialen.

Sofern die Medien, zwischen denen das elektrische Potential auftritt, genau definiert sind, somit die Elektrodenansatzpunkte genau lokalisiert sind und bekannt ist, was zwischen den beiden Medien als Grenzschichten berücksichtigt werden muß, mag eine Entscheidung, ob Redoxpotentiale oder Membranpotentiale auftreten, getroffen werden können. Bei den vorliegenden Messungen dagegen, bei welchen die Elektroden irgendwo an das Gewebe gelegt wurden und zwischen den beiden Elektroden Blatt, Blattstiel, Pflanzenstengel und Wurzel lagen, scheint mir eine Deutung hinsichtlich irgendwelcher Entstehungstheorien schwierig und an sich fraglich zu sein. Schon allein in einem kleinen Gewebestück sind viele Spannungsquellen zu vermuten. Keine der genannten Entstehungsmöglichkeiten könnte durch die gezeigten Resultate eindeutig ausgeschlossen werden, geschweige daß einem eine allein als Erklärung nahegelegt würde. Es kann durch den Einfluß des Lichtes so gut das Redoxgleichgewicht wie die Membranpermeabilität für gewisse Ionen verändert werden. Vielleicht wird tatsächlich beides verändert, und es liefern beide Vorgänge ihren Anteil an die resultierende Spannungskurve.

Nachdem auf diesem Wege sich keine Ausblicke auf eine Interpretationsmöglichkeit eröffnen, sei schließlich noch versucht, auf biologisch vergleichendem Wege weiterzukommen. Auch in anderer Weise ist versucht worden, die Vorgänge nach plötzlicher Belichtung an assimilierenden Organen zu erforschen, vor allem indem die Aufnahme von CO_2 ständig verfolgt wurde. Leider sind derartige Messungen mit großen methodischen Schwierigkeiten verbunden, da es in diesem Falle unerlässlich ist, fortlaufend die CO_2 -Konzentration in strömender Luft zu messen. A u f d e m g a r t e n (1939) und V a n d e r V e e n (1949) haben mit einem Diaferometer (Messung der Wärmeleitfähigkeit von Luft und daraus Bestimmung des CO_2 -Gehaltes) die Aufnahme von CO_2 durch Pflanzenblätter untersucht. V a n d e r V e e n (1949) behandelt speziell die Induktionsphänomene, d. h. diejenigen Vorgänge, die nach plötzlicher Belichtung an assimilierenden Organen beobachtet werden können. Er vermag zu zeigen, daß nicht sogleich nach der Belichtung vom Blatte CO_2 voll aufgenommen wird, sondern daß vielmehr zuerst viel CO_2 , dann wieder wenig und erst nach etwa 10—20 Minuten in konstant bleibender Menge CO_2 ins Blatt eindringt. Auch V a n d e r V e e n stellt somit fest, daß nach einer plötzlichen Belichtung eine gewisse Zeitspanne benötigt wird, bis sich das Blatt an die neuen Umweltsbedingungen gleichsam gewöhnt hat.

Der Einfluß der CO_2 -Konzentration auf den Kurvenverlauf der elektrischen Potentiale sowie die zeitliche Übereinstimmung des photoelektrischen Effektes mit den erwähnten Induktionserscheinungen der CO_2 -Aufnahme legen die Annahme nahe, daß in dieser Richtung ein Deutungsversuch unternommen werden könnte; jedoch ist dieser Sachverhalt bestimmt nicht derart einfach, daß allein das aufgenommene CO_2 , das irgendwie ionisiert werden muß, für die auftretenden elektrischen Potentialänderungen verantwortlich gemacht werden darf. Dies beweist die Tatsache, daß der übliche Kurvenverlauf der Potentialänderungen erhalten bleibt, auch wenn das Blatt in CO_2 -freier Atmosphäre belichtet wird (vgl. Figur 14). Die Tatsache, daß der Kurvenverlauf intensivere Ausschläge zeigt, wenn kein CO_2 in der Luft ist, dagegen keine Ausschläge, wenn die CO_2 -Konzentration sehr hoch ist, also ohnehin viel CO_2 ins Blatt eindringt, scheint mir eher dafür zu sprechen, daß diejenigen Vorgänge, die eine aktive CO_2 -Aufnahme bewirken, auch die Ursache der elektrischen Spannungsänderungen sein könnten.

Es scheint mir möglich, ja wahrscheinlich, daß, wenn an Blättern gleichzeitig CO_2 -Aufnahme und elektrische Potentialänderungen gemessen würden, wohl ein großer Schritt zur Klärung beider Vorgänge getan werden könnte.

Zusammenfassung der Ergebnisse

A. Methodisches

1. An *Pelargonium zonale* (L.) Aiton wird der photoelektrische Effekt untersucht, d. h. Potentialänderungen, die an Laubblättern infolge plötzlicher Belichtung entstehen.

2. Ein neuartiges Instrument zur Messung und Registrierung von elektrischen Potentialen an Pflanzen wird eingeführt. Dieses *Vibrations-elektrometer* hat einen außerordentlich hohen Eingangswiderstand (ca. 10^{14} Ohm) und erlaubt mit angeschlossenem registrierendem Galvanometer eine ununterbrochene Aufzeichnung des Spannungsverlaufes.

3. Um elektrische Polarisationserscheinungen zu vermeiden, werden *Zink-Zinksulfat-Elektroden* verwendet. Damit das gemessene Blatt nicht geschädigt werde, wird die Spannung über eine Brücke von Kaliumchlorid-Agar und Phosphatpuffer zur Elektrode geleitet. Die eine Elektrode liegt bei den Messungen einer Blattunterseite an, die andere steckt in der Topferde.

B. Experimentelle Ergebnisse

4. Der innere Widerstand von pflanzlichem Gewebe liegt, mit Zink-Zinksulfat-Elektroden abgeleitet, in der Größenordnung von 1 Megaohm, mit Platinelektroden abgeleitet, liegt er infolge von Polarisationserscheinungen bei ca. 100 Megaohm.

5. Über zwei an der Pflanze angelegten Elektroden ist ständig ein Grundpotential zu messen; es wird hier die Veränderung dieses Potentials untersucht, die bei plötzlicher Belichtung der Pflanze auftritt.

6. Der «normale Verlauf» der Potentialänderungen nach plötzlicher Belichtung ist so, daß die Potentialdifferenz zwischen Blatt und Topf-erde unmittelbar nach Belichtung ansteigt, dann unter das Grundpotential sinkt, einen zweiten Umkehrpunkt durchläuft und schließlich langsam gegen einen im weiteren konstant bleibenden Wert hin ansteigt. Dieser bei Licht konstant bleibende Wert der Potentialdifferenz wird nach 15—30 Minuten erreicht und liegt meist unter dem Grundpotential, dem Ruhepotential im Dunkeln.

7. Eine Veränderung der Lichtintensität bewirkt, daß die Ausschläge sowohl nach aufwärts wie nach abwärts mit zunehmender Intensität größer werden und daß die Zeitspanne, in welcher der maximale Ausschlagswert erreicht wird, kleiner wird.

8. Eine wenn auch schwache elektrische Reaktion ist noch ersichtlich, wenn nur mit der Intensität von 23 Lux belichtet wird.

9. Tote Blätter sowie primitive anorganische Modelle ergeben keine elektrischen Potentialänderungen infolge plötzlicher Belichtung.

10. Allein das *grüne Laubblatt* zeigt auf Belichtung hin eine elektrische Reaktion; wird das Potential von Blattstiel oder Pflanzenstengel gegen Erde gemessen, so sind auf Licht hin keine Potentialänderungen zu registrieren.

11. Der normale Kurvenverlauf kann nur erhalten werden, wenn die eine Elektrode dem Blatte anliegt, die andere dagegen einer Pflanzenstelle, die auf Belichtung hin elektrisch *nicht* reagiert, also nicht etwa demselben oder einem anderen belichteten Blatte der Pflanze; sie kann jedoch an einem Blatte angelegt werden, wenn dieses gegen Belichtung geschützt ist.

12. Wenn die Elektrode an verschiedenen Blättern angelegt wird, so werden nicht völlig gleichartige Potentialänderungen gegen Erde registriert. Die Kurven haben sogar etwas verschiedenen Verlauf, wenn nur schon die Elektrode an verschiedenen Stellen desselben Blattes angelegt wird.

13. Von einer Elektrode werden nur die elektrischen Vorgänge eines kreisförmigen Teiles der Blattoberfläche mit einem Durchmesser von 2—4 cm erfaßt. Es hat keinen Einfluß auf die photoelektrische Reaktion, ob die restliche Blattfläche auch belichtet wird oder ob sie dunkel bleibt. Wird hingegen die Blattoberfläche gerade über der Elektrode über einen Durchmesser von 2—4 cm dunkel gehalten, so wird keine Reaktion auf gezeichnet, auch wenn die ganze übrige Pflanze belichtet wird.

14. Wird diese auf die Elektrode einwirkende Blattfläche von 2—4 cm Durchmesser teilweise schwarz abgedeckt, so werden auf Belichtung hin kleinere Ausschläge registriert.

15. Die Dauer der Lichteinwirkung hat keinen Einfluß auf den Verlauf der elektrischen Potentiale. Der Kurvenverlauf bleibt gleichartig, solange das Licht auf das Blatt einwirkt. Es wird vom Blatte während der Belichtung gewissermaßen ein neuer elektrischer Gleichgewichtszustand gesucht. Dieser Vorgang bricht ab, wenn das Licht ausgelöscht wird.

16. Es zeigt sich eine Abhängigkeit des Kurvenverlaufes von der Dauer der vorangegangenen Dunkelpause. Eine starke Hemmung des Spannungsausschlages tritt ein, wenn die vorhergehende Dunkelpause kürzer als 16 Minuten gedauert hat. Es wird gefolgert und gezeigt, daß beim Ablöschen des Lichtes erst nach 15—30 Minuten wieder ein konstantes Dunkelpotential eingenommen wird.

17. Ein Tagesgang wird festgestellt, derart, daß die Spannungsausschläge nach 12 Stunden Licht bei rhythmischem Belichten langsam abnehmen. Nach einer 12stündigen Dunkelpause sind die Ausschläge erst klein, nehmen rasch zu und bleiben dann lange Zeit konstant.

18. Versuche zeigen, daß der Spannungsausschlag nach aufwärts nur registriert wird, wenn eine *rasche* Intensitätszunahme des Lichtes erfolgt. Es ist dabei gleichgültig, ob die Lichtintensität zum Beispiel von 0 auf 300 Lux oder von 300 auf 600 Lux gesteigert wird. Wird die Lichtintensität kontinuierlich während 40 Minuten von 0 auf 850 Lux gesteigert, so läßt sich dadurch der Ausschlag nach aufwärts völlig unterdrücken. Der Ausschlag nach abwärts ist jedesmal bei Belichtung zu registrieren, jedoch je nach der Geschwindigkeit der Intensitätszunahme in sehr veränderter Form.

19. Eine Steigerung der relativen Luftfeuchtigkeit von 40 % auf 68 % bewirkt keinerlei Änderung im aufgezeichneten Spannungsverlauf.

20. Eine Steigerung der Temperatur von 20° C auf 30° C bewirkt eine geringe Abnahme des Spannungsausschlages nach aufwärts und verändert den Kurvenverlauf nach dem Ausschlage nach abwärts charakteristisch.

21. Die CO₂-Konzentration der Außenluft hat einen großen Einfluß auf den Verlauf der resultierenden Kurve. Ist das Blatt in CO₂-freier Atmosphäre, so werden bedeutend größere Spannungsausschläge auf Licht hin registriert. Ist die CO₂-Konzentration der Außenluft sehr hoch, so sind überhaupt keine Spannungsausschläge mehr festzustellen. Schon das Anblasen des Versuchsblattes mit CO₂ oder Atemluft hat auch im Dunkeln Potentialänderungen zur Folge.

C. Folgerungen

22. Mehrere verschiedene Vorgänge im Blattinnern sind von elektrischen Potentialänderungen begleitet. Die registrierte Kurve zeigt die jeweils momentane Summierung all dieser elektrischen Potentiale. Es ist nicht möglich, aus dieser Summenkurve auf die Anzahl und Größe der einzelnen Anteile zu schließen. Aus dem großen Einfluß, den die CO₂-

Konzentration auf den photoelektrischen Effekt ausübt, und aus der Tatsache, daß auch die CO₂-Aufnahme nach plötzlicher Belichtung nicht sogleich in vollem Umfange erfolgt, wird gefolgert, daß diese elektrischen Reaktionen wohl vor allem mit der CO₂-Aufnahme des Blattes in Zusammenhang zu bringen seien.

Die vorliegende Arbeit wurde im *Botanischen Institut der Universität Basel* auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber ausgeführt. Ich möchte ihm an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen für die wertvollen Anregungen während der Arbeit und für die großzügige Unterstützung durch die Beschaffung aller nötigen Instrumente.

Ferner möchte ich den Herren Prof. Dr. P. Huber, Vorsteher der Physikalischen Anstalt, und Prof. Dr. E. Baldinger, Vorsteher der Anstalt für angewandte Physik der Universität Basel, für ihre Ratschläge und Mithilfe bei der Wahl und Beschaffung des verwendeten Elektrometers bestens danken.

Schließlich danke ich Herrn cand. phil. A. C. Schäfer für die photographische Aufnahme der Versuchsapparatur.

Zitierte Literatur

- Auf dem garten, H., 1939. Zur Kenntnis der sogenannten Induktionsvorgänge bei der Kohlensäureassimilation. *Planta*, **29**, 643—678.
 1939. Weitere Untersuchungen mit dem Gaswechselschreiber über die Kohlensäureassimilation. *Planta*, **30**, 343—352.
- Backus, G. E., Schrank, A. R., 1952. Electrical and curvature responses of the *Avena* coleoptile to unilateral illumination. *Plant Physiology*, **27**, 251—266.
- Blinks, L. R., 1929. The direct current resistance of *Valonia*. *Journ. of Gen. Physiol.*, **13**, 361—378.
 — 1929. The direct current resistance of *Nitella*. *Journ. of Gen. Physiol.*, **13**, 495—508.
 1929. The variation of electrical resistance with applied potential. *Journ. of Gen. Physiol.*, **13**, 793—806.
 — 1939. Bioelectric potentials in *Halicystis* (VIII. The effect of light). *Journ. of Gen. Physiol.*, **23**, 495—520.
- Brown, S. O., 1938. Relation between light and the electric polarity of *Chara*. *Plant Physiology*, **13**, 713—736.
- Clark, W. G., 1935. Note on the effect of light on the bioelectric potentials in the *Avena* coleoptile. *Proc. of the Nat. Acad. of Sciences*, **21**, 681—684.
- Gilmour, H. S. A., Lumry, R., Spikes, J. D., 1953. Electrode reactions of isolated chloroplast fragments. *Plant Physiology*, **28**, 89—98.
- Glass, H. B., 1933. Effect of light on the bioelectric potentials of isolated *Elodea* leaves. *Plant Physiology*, **8**, 247—263.
- Haake, O., 1892. Über die Ursachen elektrischer Ströme in Pflanzen. *Flora*, **50**, 455—487.
- Klein, B., 1898. Zur Frage über die elektrischen Ströme in Pflanzen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **XVI**, 335—346.
- Lund, E. J., 1947. *Bioelectric Fields and Growth*. University of Texas Press, Austin 1947.
- Marsh, G., 1940. The effect of light on the inherent EMF of *Valonia ventricosa* (I. Intensity and time relations, II. The relative energy absorption). *Tortugas Laboratory 32, Publ. of the Carnegie Inst.*, **517**, 65—84, 99—120.

- Osterhout, J. V., 1929. Calculations of bioelectric potentials (I. Effects of KCl and NaCl on *Nitella*). Journ. of Gen. Physiol., **13**, 715—731.
1933. The kinetics of penetration (IV. Diffusion against a growing potential gradient in models). Journ. of Gen. Physiol., **16**, 157—163.
1936. The absorption of electrolytes in large plant cells. The Botanical Review, Vol. II, No. 6, 283—315.
1939. Calculations of bioelectric potentials (V. Potentials in *Halicystis*). Journ. of Gen. Physiol., **23**, 53—57.
1939. Calculations of bioelectric potentials (VI. Some effects of Guaiacol on *Nitella*). Journ. of Gen. Physiol., **23**, 171—176.
1939. Effects of Hexylresorcinol on *Nitella*. Journ. of Gen. Physiol., **23**, 569—573.
- and Hill, S. E., 1929. Negative variations in *Nitella* produced by Chloroform and by Potassium Chloride. Journ. of Gen. Physiol., **13**, 459—467.
1929. Salt bridges and negative variations. Journ. of Gen. Physiol., **13**, 547—552.
1939. Action curves with single peaks in *Nitella* in relation to the movement of Potassium. Journ. of Gen. Physiol., **23**, 743—748.
- Paech, K., 1940. Beitrag zur Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit in lebenden pflanzlichen Geweben. Planta, **31**, 265—294.
- Schränk, A. R., 1946. Note on the effect of unilateral illumination on the transverse electrical polarity in the *Avena* coleoptile. Plant Physiology, **21**, 362—365.
1946. The effect of light on the electrical polarity and the rate of elongation of the *Avena* coleoptile. Plant Physiology, **21**, 467—475.
- Spikes, J. D., Lumry, R., Eyring, H., Wayrynen, R. E., 1950. Potential changes in suspensions of chloroplasts on illumination. Archives of Biochemistry, **28**, 48—67.
- — 1950. Potential changes in chloroplast suspensions and in whole cytoplasmic preparation of plant cells on illumination. Proc. of the Nat. Acad. of Sciences, **36**, 455—460.
- Tauc, L., 1950. L'effet photoélectrique étudié sur l'épicotyle de *Vicia Faba*. Comt. rend. de la Soc. de Biol., **144**, 647—650.
- 1950. Rôle du β -carotène dans l'effet photoélectrique étudié sur l'épicotyle de *Vicia Faba*. Comt. rend. de la Soc. de Biol., **144**, 896—900.
- Thomas, J. B., 1939. Electrical control of polarity in plants. Rec. des trav. bot. Néerlandais, **36**, 373—437.
- Van der Veen, R., 1949. Induction phenomena in photosynthesis I. Physiologia Plantarum, **2**, 217—234.
1949. Induction phenomena in photosynthesis II. Physiologia Plantarum, **2**, 287—296.
- Waller, A. D., 1900. Action électromotrice de la substance végétale consécutive. Comt. rend. de la Soc. de Biol., **52**, 342—343.
1900. Action électromotrice des feuilles vertes sous l'influence des lumières rouge, bleue et verte. Comt. rend. de la Soc. de Biol., **52**, 1093—1095.
- Waller, J. C., 1925. Plant electricity I. Photo-electric currents associated with the activity of chlorophyll in plants. Annals of Botany, **39**, 515—538.
- 1929. Towards an interpretation of the photo-electric currents of leaves. The new Phytologist, **28**, 291—302.

Curriculum vitae

Am 4. August 1928 wurde ich, Rudolf Anton Christ, als Sohn des Dr. med. Anton Christ von Basel und der Anna geb. Kambli in Langenbruck geboren.

Dort besuchte ich auch die Primarschule. Dann folgten acht Schuljahre am Humanistischen Gymnasium in Basel, die ich 1947 mit der Maturitätsprüfung (Typus A) abschloß.

Im Sommersemester 1947 immatrikulierte ich mich an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel, zunächst mit der Absicht, Chemie als Hauptfach zu studieren. Nach dem dritten Semester entschloß ich mich, Botanik (Pflanzenphysiologie) als Hauptfach zu wählen.

Nachdem ich in den Fächern Mineralogie, Chemie und Physik die Nebenfachexamina bestanden hatte, begann ich im Winter 1951/52 mit der vorliegenden Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Kurse folgender Professoren und Dozenten: E. Batschelet, P. Buchner, F. Bürki, H. Erlenmeyer, M. Geiger-Huber, F. Grün, P. Häberlin, E. Heitz, P. Huber, K. Jaspers, H. Kuhn, W. Kuhn, E. Miescher, H. Mohler, W. Muschg, A. Portmann, M. Reinhard, T. Reichstein, H. Schmalenbach, O. Schüepp, A. Speiser, W. Vischer, P. Vonder Mühll, L. Vonderschmitt.

Meinen verehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

